

Beihefte

zum

Botanischen Centralblatt.

Original-Arbeiten.

Herausgegeben

von

Prof. Dr. O. Uhlworm und Prof. Dr. F. G. Kohl
in Berlin in Leipzig.

Band XXV.

Erste Abteilung:
Anatomie, Histologie, Morphologie und Physiologie der Pflanzen.

Heft 1.



1909
Verlag von C. Heinrich
Dresden-N.

Ausgegeben am 3. August 1909.

Inhalt.

Die Beiträge erscheinen in zwangloser Folge. Jeder Band umfaßt 3 Hefte. Preis des Bandes **M. 16.—.**

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen oder direkt vom Verlage C. Heinrich, Dresden-N.

Zusendungen von Manuskripten und Anfragen redaktioneller Art werden unter der Adresse: Professor Dr. O. Uhlworm, Berlin W., Hohenzollerndamm 4, mit der Aufschrift „Für die Redaktion der Beihefte zum Botanischen Centralblatt“ erbeten.

Beihefte

zum

Botanischen Centralblatt.

Original-Arbeiten.

Herausgegeben

von

Prof. Dr. O. Uhlworm und Prof. Dr. F. G. Kohl
in Berlin in Leipzig.

Band XXV.

Erste Abteilung:

Anatomie, Histologie, Morphologie und Physiologie der Pflanzen.

Mit 17 Tafeln und 38 Abbildungen im Text.



1910
Verlag von C. Heinrich
Dresden-N.

Inhalt.

Über diskontinuierliche Variation im Organismenreiche.

(Mit einer kurzen Zusammenfassung der durch variationsstatistische Untersuchungen bezüglich des Wachstumsprozesses gewonnenen wichtigsten Kenntnisse.)

Von

Dr. phil. Georg Ritter.

Disposition der Arbeit.

3

Literaturangabe.

1. Eine Literaturübersicht findet man in:
I. Davenport, C. B., Statistical methods with special reference to biological variation. New-York (John Wiley & Sons) 1904. II. p. 85—104.
Die Entwicklung der statist. Methode schildert auch:
II. Davenport, A history of the development of the quantitative study of variation. (Repr. fr. Science. N. S. Vol. XII. 1900. No. 310. p. 864—870.)
A. Gallardo, Les mathématiques et la biologie. Paris (G. Carré et C. Naud.) 1901. (L'enseignement mathématique. 3. A. 1. 15. Jan.)

2. Davenport, C. B., s. u. 1.
Dunker, G., Die Methode d. Variationsstatistik. Leipzig (Engelmann) 1899.
Galton, Fr., Biometry. (Biom. I. 7.—10. Oct. 1901.)
Ludwig, F., I. Über Variationskurven u. Variationsflächen d. Pflanzen. (Bot. Centralbl. LXIV. 1895. 1—8 ff. 2 Taf.)
II. Die pflanzlichen Variationskurven u. die Gauß'sche Wahrscheinlichkeitskurve. (Bot. Centralbl. LXIII. 241—250 ff. 1 Taf.)
III. Über Variationspolygone und Wahrscheinlichkeitskurven. (Bot. Centralbl. Beihefte IX. 1900. 24 p.)
Pearson, K., I. Contributions to the mathematical theory of evolution. (Phil. Trans. Roy. Soc. London. CLXXXV. 1894. A. 71—110.)
II. Dasselbe. (CLXXXVII. 1896. A. 253—318.)
III. On the scientific measure of variability. (Nat. Sc. XI. 1897.)
Wasteels, C. E., I. De variatiecurven met betrekking tot de polynomiale waarschijnlijkheidswet. (Ov. uit de 4. Vlaamsch. Nat. en Geneeskundig Congres. Brüssel, 30. Sept. 1900.)
II. Over het bepalen der variatie en correlatie. (Handel. v. h. 5. Vl. N. en G. C. Brügge, 29. Sept. 1901.)

3. Vries, H. de, Mutationstheorie. Leipzig 1901—03.

4. S. u. 2, 7 und 27.

5. Ritter, G., I. Beiträge zur Physiologie des Flächenwachstums der Pflanzen. (Beih. Bot. Centralbl. XXII. Abt. II. 1907.)
II. Das normale Längen-, Flächen- und Körperwachstum der Pflanzen. (Beih. Bot. Centralbl. XXIII. Abt. I. 1908.)

6. Den genauen Wortlaut findet man in: 5. II. p. 316—317.

7. Gallardo, A., La phytostatique. Lons-le-Saunier 1900. (Congrès internat. de bot. à l'Exposit. Univ. de 1900. Paris, 1.—10. Oct.)
Ludwig, F., I. Eine fünfgipfelige Variationskurve. (Ber. d. d. bot. Ges. XIV.)
II. Weiteres über Fibonaccikurven. (Bot. Centralbl. LXXVIII. 1—8.)
III. Das Gesetz der Variabilität der Zahl der Zungenblüten von *Chrysanth. leuc.* (Mitteil. d. Thür. bot. Ver. N. F. X. 20—22.)
IV. Variationskurven von *Lotus, Trifolium, Medicago.* (Deutsche bot. Monatsschr. Heft 11. 294—296. Nov.)
Shull, G. H., Place-constants for *Aster prenanthoides.* (Bot. Gazette. 38. Nov. 1904.)
Vries, H. de, s. u. 3.

Wasteels, C. E., Over de Fibonaccigetallen. (Handel. v. h. derde Vl. N. en G. Congr. Antwerpen, 24. Sept. 1899. p. 25—37.)

Bruyker, C. de, I. Een nieuw geval van omkeering eener „halve Galton-curve". (Handel. v. h. Elfte Vl. N. en G. Congr. Mechelen. 1907. 21.—23. Sept.)

II. S. u. 17, I u. II.

8. S. u. 5. II. p. 286 ff.
9. Vgl. Vogler, P., Variationskurven bei Pflanzen mit tetrameren Blüten. (Vierteljahrsschr. der Naturforsch. Ges. Zürich. XLVII. 1903. 429—436.)
10. S. u. 5. II. p. 275—285.
11. Pfeifer, X., Der goldene Schnitt u. dessen Erschein.-Form i. Mathem., Natur u. Kunst. Augsburg.
12. Bruyker, C. de, Over correlatieve variatie bij de rogge en de gerst. (Handel. v. h. tweede N. en G. Congres. Gent. 28. Aug. 1898.)
13. Mac Leod, J., Over de correlatie tusschen lengte en breedte van licht-en schaduwbladen bij den groenen en den bruinen beuk. (Handel. v. h. tweede Vl. en G. Congres. Gent. 28. Aug. 1898.)
14. S. u. 3.
15. S. u. 3. Die Thüringer Individuen zählte Ludwig.
16. S. u. 5. II. p. 288—289. p. 295—999.
17. Bruyker, C. de, I. De gevoelige periode van den invloed der voeding op het aantal randbloemen van het eindhoofdje bij *Chrysanth. carinatum.* (Handel. van het Tiende Vl. N. en G. Congres. Brugge. 29. u. 30. Sept. 1906.)

    II. De polymorphe variatiecurve van het aantal bloemen bij *Primula elatior* Jacq.; hare beteekenis en hare beinvloeding door uit wendige factoren. (Handel. van het Tiende Vl. en N. Congres. Brugge. 29. u. 30. Sept. 1906.)
18. Mac Leod, Over den invloed der lebensvoorwaarden op het aantal randbloemen bij *Chrysanthemum carinatum* en over de trappen der veranderlijkheit. (Bot. Jaarboek. Jaarg. 13. Gent. 1907. Speziell p. 123.)
19. Reinöhl, Fr., Die Variation im Andröceum der *Stellaria media* Cyr. Diss. Tübingen 1903.
20. S. u. 3.
21. S. u. 9.
22. Amonn, O., Zur Anthropologie der Badener. Jena (G. Fischer) 1899.
23. Bateson, W., Materials for the study of variation. London u. New-York. 1894. etc.
24. Davenport, C. B., I. On the variation of the statoblasts of *Pectinatella magnifica* from Lake Michigan at Chicago. (Amer. Nat. XXXIV. 1900.)

    II. Zoologie of the Twentieth Century. (Sc. XIV. Aug. 30. 1901.)

    III. Quantitative studies in the evolution of *Pecten.* (Proc. Ann. Ac. Arts and Sc. XXXIX. Nov. 1903.)

    IV. Studies in morphogenesis. (Proc. Am. Ac. Arts and Sc. XXXII. 1896. etc.)
25. Dunker, G., I. Wesen u. Ergebnisse der variationsstatistischen Methode in der Zoologie. (Verh. der deutsch. zool. Ges. IX. 1899. p. 209—226.)

    II. On the variation of the rostrum in *Palaemonetes vulg.* Herbst. (Amer. Nat. XXXIV. 1900. p. 621—633.)

26. Weldon, W. F. R., I. The variations occuring in certain decapod *Crustacea*. I. (Proc. Roy. Soc. London. XLVII. 1890. p. 445—453.)
II. Certain correladet variations in *Crangon vulgaris*. (Proc. Roy. Soc. London. LI. 1892. p. 2—21.)
27. Ludwig, Fr., Een fondamenteel verschil in de veranderlijkheid bij het dier en de plant? (Bot. Jaarboek. XI. Gent 1899.)
28. Wasteels, C. E. en J. Mac Leod, Over de veranderlijkheid van het aantal ribben bij *Scalaria communis*. (Handel. van het vijfde Vl. N. en G. Congres. Brugge. 29. Sept. 1901.)
29. S. u. 5. I u. II.
30. S. u. 5. II. p. 316 u. 317.
31. S. u. 5. II. p. 309 ff.
32. Darwin, Ch., Das Variieren der Tiere u. Pflanzen. Bd. II. 1868. Kap. 27.
33. Spencer, H., Prinzipien der Biologie. p. 258. 276—78. — Faktoren der organischen Entwicklung. (Kosmos. 1886.)
34. Wiesner, J., Die Elementarstruktur und das Wachstum der lebenden Substanz. Wien 1892.
35. Hertwig, O., Zeit- und Streitfragen der Biologie. Bd. II. Jena 1894.
36. Weismann, Das Keimplasma. Jena 1892.
37. de Vries, H., Intracellulare Pangenesis. Jena 1899.
38. Nägeli, Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. 1884.
39. Müller, O., Ber. der deutsch. bot. Ges. I. p. 36—44.
40. Wasteels, C. E., Over de ligging der maxima in variatiekurven en het voorkomen der Fibonaccigetallen. (Handel. van het Zevende Vl. N. en G. Congres. Gent. 27. Sept. 1903.)
41. Vgl. Mac Leod, J., s. u. 18. p. 163.
42. Schwendener, Mechanische Theorie der Blattstellungen. 1878.
43. S. u. 6.

I. Teil.

Die Wahrscheinlichkeitsrechnung in Anwendung auf Ereignisse, Zufälligkeiten etc.

Wenn wir unsere Aufmerksamkeit dem Eintreten, der Häufigkeit sogenannter „Zufälligkeiten“ und „Ereignisse“ etc. zuwenden, ergibt es sich, daß auch sie mathematisch einer gewissen Gesetzmäßigkeit unterliegen.

Ziehen wir zum Beispiel die Möglichkeit eines Gewinnes in einer Lotterie in Rücksicht, so lassen sich von vornherein bestimmte Erwartungen gerechtfertigt hegen. Die Verhältniszahl der günstigen zu den überhaupt möglichen Fällen gibt des Näheren den Grad der „Wahrscheinlichkeit“ eines Gewinnes an. Ist man im Besitze einer größeren Menge von Losen, so steigern sich natürlich die günstigen Aussichten, und umgekehrt.

Tatsächlich kann man beobachten, wie wirklich in der großen Zahl der Vorkommnisse im allgemeinen die „theoretischen Aussichten“ dem tatsächlichen Ausfalle entsprechen.

Bei zahlreichen statistischen Ermittelungen, die sich auf irgend welches Phänomen oder dergleichen beziehen mögen, stellt sich jeweilig ein Fall dar, der hinsichtlich seiner Frequenz alle übrigen übertrifft. Alle Möglichkeiten, die dem „Hauptfalle“ am nächsten stehen, treten mit ebenfalls starker, doch geringerer Häufigkeit in die Erscheinung. Je entfernter sie ihm stehen, um so mäßiger wird ihre Frequenz.

Die Variationsreihe des beobachteten Gegenstandes oder Ereignisses, des „Merkmales“ (die man nach Abschluß der empirischen Feststellungen durch Ordnen der verschiedenen gefundenen individuellen „Einzelformen“ oder der „Einzelfälle“, der „Varianten“, ihrem arithmetischen „Klassenwerte“ nach, und durch Notieren der Häufigkeit jeder derselben erhält), korrespondiert, von Beobachtungsfehlern abgesehen, jeweilig mit der Zahlenreihe des Newton-Pascalschen Binomiums $(a + b)^n$. Natürlich müssen für a und b den Versuchsbedingungen entsprechende Werte gewählt sein, und n eine hinreichend große Zahl von Einzeluntersuchungen bedeuten.

Für Vorstellungen geeigneter, da sie den Vorteil größerer Anschaulichkeit und Übersichtlichkeit gewährt, erweist sich die Methode der graphischen Darstellung der ermittelten Variationsverhältnisse. Man trägt auf die Abscissenaxe alle ins Bereich der Beobachtung fallenden Variationsklassen als Punkte gleichen Abstandes und ihrem Zahlenwerte nach geordnet ein, und errichtet in diesen Punkten rechtwinklig Ordinaten, deren Länge der beobachteten absoluten oder relativen Häufigkeit der jeweiligen Variationsklasse entspricht. Verbindet man dann die freien Enden je zweier benachbarter Ordinaten, so erhält man eine vielfach eckige Linie, die mit der Abscisse zusammen ein Polygon darstellt: Dieses empirische Variationsschema weicht stets nur innerhalb der zulässigen Fehlergrenze vom Verlaufe der Gaußschen Binomialkurve ab, wie sie zu berechnen ist, mit einander entsprechenden Werten von x und y, durch das Integral:

$$y = \frac{1}{\sqrt{\pi . n}} \cdot \int e . \frac{- x . x}{n} . dx$$

II. Teil.

Die Wahrscheinlichkeitsrechnung in Anwendung auf „Merkmale“ von Organismen.

Auch an Merkmalen von Organismen läßt sich die Giltigkeit des Verteilungsgesetzes der Varianten prüfen, und es ist dieses statistische Studium der Lebewesen bereits eine besondere biologische Disziplin (1) geworden. Es wird als Lehre von der fluktuierenden, graduellen, kontinuierlichen, begrenzten oder statistischen Variabilität

bezeichnet. Sie hat die Ungleichheit der einzelnen Individuen und ihrer einzelnen Organe zum Gegenstande des Studiums. Durch sie erkennt man immer mehr, daß diese Variationen völlig verschieden sind von allen anderen Erscheinungen, die man bisher auch mit dem Namen „Variabilität" begriff, als die systematische und die durch Bastardierung erzeugte Polymorphie, sowie die sogenannten „spontanen" Abänderungen. Sie lassen sich stets konstatieren und können bereits an einer verhältnismäßig geringen Zahl von Lebewesen, bezüglicherweise ihrer Organe, wahrgenommen werden. Auch sie sind nach Maß und Zahl verfolgbar, und die gewonnenen Ergebnisse durch mathematische Formeln zu berechnen, die uns durch die Bemühungen mancher Forscher (2) für speziell biologische Zwecke ermittelt sind.

Auf botanischem Gebiete, das hier besonders interessiert, unterscheide ich für anschließende Darstellungen mit de Vries (3) zwischen individueller und partieller Variabilität, mit ersterer die Unterschiede zwischen den einzelnen Individuen, mit letzterer die noch häufigeren Differenzen der einzelnen Teile, Glieder, Organe bezeichnend. Die gleichzeitig auftretenden Varianten nenne ich weiter Convarianten, die im Laufe einer gesamten relativen Vegetationsperiode zeitlich verschieden, und zwar hintereinander auftretenden Varianten hingegen Devarianten. Die Variation nach Maß heiße quantitativ, die nach Zahlen meristisch.

Trotzdem die Zahl aller biologischen statistischen Untersuchungen, die sich den grundlegenden betreffenden Arbeiten Ludwigs (4) anschlossen, schon eine gewaltige ist, kann sie doch niemals zu groß werden. Denn die Wichtigkeit der sich aus den Resultaten ergebenden Konsequenzen, ihre Bedeutung für die Auffassung und das Verständnis der lange umstrittenen, wichtigen natürlichen Vorgänge als Entstehungsweise der Arten, Vererbung, Selektion etc. muß natürlich eine Menge bezüglicher Arbeiten erheischen.

Auch durch die im folgenden publizierten Variationsverhältnisse finden die bezüglichen früheren Resultate ihre Bestätigung, soweit selbstverständlich eine dafür hinreichend große Zahl von Einzelfällen studiert wurde.

Darauf soll aber nur an dieser Stelle ganz allgemein hingewiesen werden, denn ich möchte jetzt das Augenmerk im besonderen auf eine ganz auffällige Erscheinung bei der Variation hinlenken: auf die sogenannte „diskontinuierliche" Variation.

Es zeigt sich nämlich, daß gewisse Variationsklassen mit einer Frequenz zur Erscheinung kommen, die ihnen nach den strengen Gesetzen der Wahrscheinlichkeitsrechnung nicht zukommt, so daß sie in geometrischer Darstellung kleinere, sekundäre Gipfel bedingen.

Deren weiteres Studium lieferte mir Resultate, die den bereits bei meinen früheren, auf dasselbe Moment hin gerichteten Untersuchungen erhaltenen entsprechen, und so ebenfalls mit den Ansichten des Herrn Hofrat Prof. Dr. Fr. Ludwig über das ein-, zwei- und dreidimensionale Wachstum der Lebewesen, die er mir

gegenüber gütigst äußerte, (6) in Einklang stehen, und die theoretischen Vorstellungen, zur Erklärung der Gesetzmäßigkeiten der diskontinuierlichen Variationen, rechtfertigen.

III. Teil.

Die diskontinuierlichen meristischen Variationen.

Die Tabelle gibt das Resultat wieder, wie ich es beim Zählen der je in einem Köpfchen versammelten Blüten von *Sanguisorba officinalis* erhielt.

Die Zählungen geschahen im Laufe zweier Sommer und wurden, um baldigst einen Einblick in die Variationsverhältnisse zu erhalten, hauptsächlich an kleineren, weniger stark variierenden Exemplaren vorgenommen.

Trotzdem zeigt sich die Variationsweite immer noch als beträchtlich. Wenn so wohl auch die Zahl der Einzeluntersuchungen als nicht besonders groß erscheinen kann (um so weniger, als sich ja überhaupt erst bei „Zählungen in der großen Zahl" die Gesetze der Statistik voll und ganz herausstellen), ist sie doch für unseren Zweck schon vollauf genügend.

Die Maxima erweisen sich konstant. Schon bei wenigen Ermittelungen treten bestimmte Klassen fast ausnahmslos als solche auf.

Weiterhin sind die Gipfelzahlen identisch mit denen, wie sie durch das Studium anderer Forscher (7) bereits bekannt geworden sind. In gleicher Mannigfaltigkeit wurden sie allerdings nur noch an *Succisa pratensis* (8) festgestellt. Vielleicht ist jene ein Charakteristikum für Pflanzen mit tetrameren Blüten (9), für die also wieder eine Entwickelung nach dem Ludwigschen Gipfelgesetze, d. h. nach den Zahlen der mathematisch festgelegten Reihe des Fibonacci nachgewiesen werden kann (da auch bei unserem Objekte ein spiraliger Verlauf der dabei ev. noch in Quirlen angeordneten Organe um die Inflorescenzaxe statthat). Die diskontinuierlichen Klassen kollidieren nämlich ihrem Zahlenwerte nach mit den Gliedern der genannten Reihe, die in den Näherungswerten des „goldenen Schnittes" (zu berechnen durch die Kettenbrüche $\frac{1}{1+\frac{1}{1+\dots}}$, $\frac{1}{2+\frac{1}{1+\dots}}$ und $\frac{1}{3+\frac{1}{1+\dots}}$) sich vorfinden, oder die einen höheren multiplen Wert besitzen. Sie sind ebenfalls anschließend dargestellt und mit Klammern umgeben, soweit ihnen keine besondere Bevorzugung bei der behandelten Variation zukommt.

Variationsreihe für die Anzahl der Blüten in den Köpfchen von *Sanguisorba officinalis*.

Zahl der Blüten:	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31
Häufigkeit I:	0	1	—	3	1	6	7	4	8	6	2	16	12	21	18	14	17	14	12
II:	0	10	8	11	9	12	15	9	11	15	13	23	21	52	39	41	44	26	19

Fortsetzung.

Zahl der Blüten:	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50
Häufigkeit I:	31	26	26	19	38	38	40	42	34	27	32	28	28	18	29	30	28	12	23
II:	43	39	38	26	41	43	62	67	58	63	72	28	33	26	37	41	40	18	39

Fortsetzung.

Zahl der Blüten:	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69
Häufigkeit I:	13	19	4	16	24	21	18	28	11	14	10	8	16	12	3	11	32	32	30
II:	14	47	34	18	31	26	30	39	14	29	14	13	32	33	24	26	43	48	41

Fortsetzung.

Zahl der Blüten:	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86	87	88
Häufigkeit I:	16	5	16	19	17	6	12	12	14	2	—	5	5	2	4	—	—	1	4
II:	46	43	52	32	28	36	52	48	37	33	32	38	27	31	33	27	13	6	10

Fortsetzung.

Zahl der Blüten:	89	90	91	92	93	94	95	96	97	98	99	100	101	102	103	104	105
Häufigkeit I:	4	3	—	2	3	—	—	2	1	—	4	—	2	—	2	—	1
II:	10	6	5	—	3	3	1	5	10	6	6	5	2	3	3	4	2

Fortsetzung.

Zahl der Blüten:	106	107	108	109	110	111	. . . .	116	.	118	.	120	121
Häufigkeit I:	—	—	—	3	—	—	—	1	—	—	—	—	—
II:	2	3	3	4	3	—	—	2	—	1	—	3	3

Anm.: Die Untersuchungszahl beträgt für Reihe I = 1200 Köpfchen.
" " " " " II = 2475 "

Zahlen des Fibonacci (jede Zahl ist Summe der 2 vorangehenden).

1) Zahlen der Kettenbrüche: $\cfrac{1}{1+\cfrac{1}{1+\ldots}}$ und $\cfrac{1}{2+\cfrac{1}{1+\ldots}}$

Simpla:	(1)	(2)	(3)	(5)	(8)	(13)	21	34	55	89	(144)
Multipla:	(2)	(4)	(6)	(10)	16	26	42	68	110	178	= Dupla.
	(3)	(6)	(9)	(15)	24	39	63	102	(165)		= Tripla.
	(4)	(8)	(12)	(20)	32	52	84	(136)			= Quadrupla.

Ferner: 48 = 2.24 64 = 4.16 78 = 2.39
104 = 2.52 = 4.26 110 = 2.55 = Höhere Multipla.

2) Zahlen des Kettenbruches: $\cfrac{1}{3+\cfrac{1}{1+\ldots}}$

Simpla:	(1)	(3)	(4)	(7)	(11)	18	29	47	76	(113)
Multipla:	(2)	(6)	(8)	14	22	36	58	94	(152)	= Dupla.
	(4)	(12)	16	28	44	72	(116)			= Quadrupla.

Daß auch die übrigen, in den bisherigen theoretischen Reihen nicht enthaltenen Gipfelzahlen zur Reihe des Fibonacci in Beziehung stehen, wird leicht klar, denn:

38 = 2. 19,	und 19 teilt den Intervall zw.	16—21	im Verhältn.	3 : 2
50 = 5. 10,	„ „ „ „ „	47—55	„ „	3 : 5
60 = 6. 10,	„ „ „ „ „	55—68	„ „	5 : 8
70 = 7. 10,	„ „ „ „ „	68—73	„ „	2 : 3
73	„ „ „ „	68—76	„ „	5 : 3
81	„ „ „ „	76—89	„ „	5 : 8
97	„ „ „ „	89—110	„ „	8 : 13
102	„ „ „ „	89—110	„ „	13 : 8
107	„ „ „ „	102—110	„ „	5 : 3
120 = 2.60 (s. u. 60).				

IV. Teil.

Die diskontinuierlichen quantitativen Variationen.

a) An Organen mit linearem Wachstume.

Daß nun die gleichen mathematischen Gesetzmäßigkeiten wie oben uns auch da entgegentreten, wo es sich um lineares Wachstum handelt, habe ich bereits durch Messungen (10) dargetan. Dies jetzt auch noch des Weiteren erweisen zu müssen, meine ich unterlassen zu dürfen. Denn einmal wurde ja schon durch die gütigen Nachprüfungen meines Resultates seitens des Herrn stud. math. G. Wagner dasselbe bestätigt. Dann aber ist seine Richtigkeit mit Sicherheit noch zu erschließen aus den Untersuchungen von X. Pfeifer (11), welcher mit Hilfe eines „Proportionalzirkels“ an Vegetabilien feststellte, daß das geometrische Verhältnis von Major zu Minor zahlreiche Verbreitung hat. Besonders schön fand er den „goldenen Schnitt“ ausgeprägt an den durch seitliche Verzweigungen gegliederten Hauptaxen der Umbelliferenblätter, während an Kaulomen besonders in der Blütenregion das Verhältnis sich häufig beobachten läßt. So besonders bei den Labiaten, und von den Monocotyledonen vor allem bei den Gramineen, Juncaceen, Smilaceen und Alismataceen, in der Abteilung der Cryptogamen bei den Farnen und Equisetaceen, doch hier oft so, daß erst Summen von Abschnitten die betr. Beziehungen ergaben.

Wenn zudem auch noch C. de Bruyker (12) für die Längen von Halminternodien polymorphe Kurven ermittelte, in denen (besonders in dem Polygone IV), das primäre Maximum die Amplitude im Verhältnisse 5 : 8, die sekundären Gipfel aber wieder die Kurvenhälften im Verhältnisse 3 : 5, beziehungsweise 2 : 3 teilen, ist dadurch ebenfalls eine weitere Bestätigung zweifellos gegeben.

b) An Organen mit zweidimensionalem Wachstume.

Hier erschien es mir angebracht, an möglichst verschiedenen Arten Ermittelungen anzustellen, um zu prüfen, ob wieder überall die absolute Übereinstimmung der diskontinuierlich variierenden

Klassen ihrem arithmetischen Werte nach, und die früher beobachteten mathematischen Gesetzmäßigkeiten statthätten. Deshalb fiel die Wahl besonders auf Species, wo eine geringere Größe und eine geringere Variabilität der zu untersuchenden Organe keine besonders große Zahl von Messungen je nötig zu machen schien, oder es wurden deshalb auch Messungen an Organen, die „mit Wahl" gesammelt waren, vorgenommen.

Ein Vergleich der jeweiligen empirischen Gipfelzahlen untereinander, respektive mit den theoretischen Zahlenwerten, zeigt nun, daß auch hier wieder das von mir aufgestellte „Gleichheitsgesetz" der diskontinuierlichen Variationen (nach welchem eben, wenn es sich nur je um die gleiche Art eines normalen, regulären Wachstumes handelt, ungeachtet der systematischen Stellung einer Species und der Dimensionen im Falle mehrdimensionalen Wachstumes, die diskontinuierlichen Klassen die Abscisse nicht nur in einem je gleichen Verhältnisse teiten, sondern sogar überall je einunddderselben absolut gleichen mathematischen Zahlenreihe angehören), durch diese Arbeit mehrfache Bestätigung seiner Richtigkeit findet, und daß wieder alle Gipfelzahlen (in Übereinstimmung mit dem Ludwig'schen Gesetze) jetzt im Verhältnisse der Quadratwurzeln aus Fibonaccizahlen die Abscisse teilen. Selbstverständlich ist es ja schon von vornherein ganz klar, daß dabei die Koincidenz zwischen berechneten Wurzelwerten und empirischen Gipfelzahlen, zunächst schon als zwischen irrationalen Größen und ganzen rationalen Zahlen, nur eine angenäherte sein kann; dann gilt es aber auch zu bedenken, daß unser mm eine willkürlich gewählte Maßeinheit darstellt, und so keineswegs ohne Weiteres auch als „Maßstab der Natur" betrachtet werden darf. Weiterhin ist er auch für makroskopische Untersuchungen schon ein recht kleines Maß, sodaß Beobachtungsfehler durchaus nicht vermieden werden können, und besonders dann sich einstellen werden, wenn die Größe eines geprüften Organes zwischen zwei um 1 mm differierenden Größen steht, oder wo irgendwelche morphologische Eigentümlichkeiten, als feine Zähnchen oder Wellungen etc. am Blattrande, ein allmähliches, nicht scharf abgesetztes Übergehen der Spreite in den Stiel, eventuelle Rollungen der Blätter, Blattfältchen, feine Runzeln und dergleichen die genaue Bestimmung erschweren. In solchen Fällen mögen vielfach, für das Endresultat in seinen prinzipiellen Zügen natürlich im großen und ganzen unwesentlich, noch eine gewisse subjektive unbewußte Voreingenommenheit etc. bei der Beobachtung und Beurteilung ihren anerkannten Einfluß ausüben. Schließlich wird wohl auch der Turgor, der ja bezüglich der Größe eines Gliedes nicht unerhebliche Differenzen zu verursachen vermag, sicherlich nicht ohne jede Bedeutung sein, da er sich ja verschieden groß zeigt je nach der Jahres- und Tageszeit, und geringer ist, wenn das abgepflückte Material nicht direkt nach dem Sammeln, sondern erst nach einiger Zeit zur Untersuchung seine Verwendung findet: Sodaß also aus allen diesen Gründen einmal die trotzdem aber nur recht geringe Abweichung zwischen empirischen und theoretischen Werten, dann aber auch

teilweise vorkommende, kleine Unterschiedlichkeiten zwischen den einander entsprechenden Gipfelzahlen bei verschiedenen Spezies, das Schwanken eines Maximums zwischen zwei benachbarten Klassen, selbst bei ∞ Untersuchungen selbst innerhalb einundderselben Art, sicherlich nicht befremden können.

Bei meinen allerersten statistischen Studien hatte ich nun bereits außer Maximis, die sich stets konstant als solche erhielten, auch einige Gipfelklassen angetroffen, für die ich wohl auch eine zweifellose Bedeutung im Leben der betreffenden Pflanzen nachzuweisen vermochte (20, 24, 26), die sich aber allmählich wieder zum größten Teile unter den übrigen kontinuierlichen Varianten entweder verloren oder zuletzt nur noch einen „Knick“ der Kurve veranlaßten. Auch bei meinen weiteren Feststellungen waren mir dann die Variationsklassen 20, 24 resp. 25 des öfteren mit einer solchen Frequenz entgegengetreten, daß ihre Bedeutung im Entwickelungsprozesse außer Frage stehen mußte. Aber auch da konnte dieselbe nur als eine geringere, untergeordnetere erscheinen, indem auch hier vielfach einem anfänglichen Überwiegen ein Zurückbleiben gegenüber anderen Klassen folgte. Freilich hatte ich ja auch meine Messungen keineswegs immer so zahlreich angestellt, daß über sie nun bereits ein definitives Urteil hätte gesprochen werden können. Da nun aber auch die übrigen Gipfelzahlen für den Zweck vollkommen genügten, den ich in meinen beiden früheren bezüglichen Arbeiten verfolgte, andrerseits aber jene bald auftretende, bald wieder schwindende Maxima ebenfalls nicht im geringsten gegen die Theorie sprachen, deren Anerkennung ich herbeizuführen suche (im Gegenteile gleichfalls mit jener in besten Einklang zu bringen sind), begnügte ich mich, da ich mich mit ihnen später näher beschäftigen wollte, in meiner letzten Abhandlung (10) damit, nur in allgemeiner Weise auf sie aufmerksam zu machen. Um aber nun zwischen den nachfolgenden Resultaten, wie ich sie von wieder neuen statistischen Untersuchungen erhielt, und den früheren bezüglich dieser diskontinuierlichen „Nebenvariationen“ keinen Gegensatz, wo er nicht besteht, erscheinen zu lassen, sei mir jetzt die ergänzende Bemerkung erlaubt, daß auch in der früheren Arbeit selbst bei Abschluß meiner Ermittelungen ein Maximum bezw. ein Buckel der Kurve sich immer noch findet für die Variationsklasse 20 bei *Buxus sempervirens* (Länge der Spreite, p. 294 und 297, obere 2 Reihen), bei *Robinia pseudacacia* (Breite der Spreite, p. 294), bei *Berberis aquifolia* (Breite der Spreite, p. 295); für die Variationsklasse 25 bei *Trifolium pratense* (Länge der Spreite, p. 294), bei *Robinia pseudacacia* (Breite der Spreite, p. 294), bei *Buxus sempervirens* (p. 297, obere 2 Reihen), bei *Majanthemum bifolium* (Breite ausgewählter Blätter, p. 298, Reihe 1). In manchen anderen Fällen kann von vornherein ein Überwiegen dieser Klassen nicht sicher erwartet werden, wenn dieselben in der Nähe eines Endes des Variationsfeldes liegen, wo ja bekannterweise nach den Gesetzen der Wahrscheinlichkeitslehre alle bezüglichen Varianten nur spärlicher in die Erscheinung treten.

Ohne mich nun schon endgiltig auf Grund meiner bisherigen Erfahrungen über das Auftreten dieser diskontinuierlichen „Nebenvariationen“ äußern zu wollen (diese Frage vielmehr einer Spezialuntersuchung vorbehaltend, um so mehr, als ich sie für den Hauptzweck auch der vorliegenden Schrift für weniger wichtig erachte), halte ich es doch für ganz zweifellos, daß ihr Vorkommen oder Fehlen bei der diskontinuierlichen Variation bedingt sein kann durch die Art, um die es sich jeweilig handelt. So ist es ja auch auf dem Gebiete der meristischen Variation eine bekannte Tatsache, daß bei prinzipiell gleichen Zwischenvariationen dennoch das eine oder andere Maximum bei manchen Spezies fehlt, bei anderen hingegen konstant auftritt, und so in geringem aber fundamentalem Unterschiede oft zur Artendiagnose Anleitung zu geben vermag. In dem Sinne spricht es ja auch eindeutig, daß Herr Oberlehrer A. Heyer in St. Gallen bei seinen zahlreichen Messungen der Blattbreite wie -länge von *Prunus spinosa* die betreffenden Zahlenverhältnisse nie mit einer beachtenswerten Häufigkeit antraf: Während ich hinwiederum gerade die Klassen 20 und 24 bei der Blattbreite von *Cytisus Laburnum* (s. u.) als „Hauptgipfel“ feststellen konnte. Auch Herr cand. phil. A. Daßler, der mir gütigerweise (ohne im geringsten in die fraglichen Gesetzmäßigkeiten eingeweiht zu sein) in Göttingen zur Kontrolle Messungen am gleichen Objekte vornahm (s. u.), erhielt ein gleiches Ergebnis. Die Resultate erscheinen um so bemerkenswerter für uns, als hier manche der sonstigen „Hauptmaxima“ des öfteren überhaupt keine besonders bemerkenswerte Rolle bei der Variation spielen, wie die Entwicklung der Variationsreihen lehrt. Aber wenn ich weiter die statistischen Resultate einander gegenüberstelle, die mir in meiner letztzitierten Arbeit die Beachtung verschiedener Verhältnisse z. B. für *Buxus sempervirens* ergab (p. 294 und 297, 4 Reihen), so möchte ich auch den jeweiligen physikalischen Verhältnissen einen gewissen, vielleicht indirekten Einfluß darauf zuschreiben, ob die Hauptvariationsintervalle durch diskontinuierliche Nebenvariationen häufiger oder weniger oft geteilt werden. Wenigstens meine ich nicht, daß die jeweilige Zahl der Untersuchungen da zu gering ist, um die bestehenden Unterschiede vollauf zu rechtfertigen, da ja im allgemeinen alle Zwischenzahlen bereits von relativ wenigen Ermittelungen ab deutlichst hervorzutreten pflegen. Auf eine gleiche Ursache führe ich es auch vorläufig noch zurück, daß in der Variationsreihe für die Blattbreite von *Symphoricarpus racemosus,* die ich der Liebenswürdigket des Herrn Leutnant a. D., stud. phil. A. Philipps verdanke, und die durch Messungen von Blättern eines schwächlichen Strauches, auch aus Göttingens Nähe, erhalten wurde, wohl 14 — 17 — 22 anfangs, später nur noch 14 und 17, 18 einen deutlichen Gipfel, respektive ganz auffallende Buckel im Polygone bilden, daß aber 20 niemals eine „supranormale“ Frequenz hier besessen hat (s. u.): Während ich andererseits bei meinen eigenen gleichen Untersuchungen am gleichen, nur kräftigeren, größeren Materiale allerdings zunächst auf 20 auch kein Maximum fallen sah, das sich aber später deutlichst einstellte (s. u.).

Für sein spätes Erscheinen im letzten Falle darf wohl die Größe der Amplitude verantwortlich gemacht werden, wo natürlich erst nach Prüfungen in ziemlich großer Zahl die Gesetzmäßigkeiten sich herausstellen können; allein, es ist wohl mit vollem Rechte zu behaupten, daß im ersten Falle in Anbetracht der weit geringeren Variationsweite den Bedingungen für das Eintreten aller überhaupt zu erwartender Regelmäßigkeiten vollauf Genüge geleistet ist, daß auf weitere Zwischenzahlen selbst im Laufe noch weiterer Messungen nicht zu rechnen war. Selbstverständlich läßt es sich, um noch dieses Moment nicht außer acht zu lassen, auch erwarten, daß im allgemeinen einer größeren Variabilität, nicht nur der einzelnen Arten, sondern auch innerhalb einer Spezies, ihrer Individuen, im allgemeinen auch eine größere Zahl verschiedener diskontinuierlich variierender Klassen selbst innerhalb eines gleichgroßen Variationsfeldes entsprechen wird etc.

Ich bemerke noch, daß sich durch diese meine neuen statistischen Studien noch manche neue „Gipfel“ ergaben, die entweder früher als den betreffenden Arten nicht eigen, oder wegen einer kleineren Amplitude mir noch nicht begegneten, oder die nur in einem Falle, oder so undeutlich daselbst aufgetreten waren, daß ich sie als Maxima nicht ohne weiteres ansprechen zu dürfen meinte. Es kann wohl angenommen werden, daß nunmehr sämtliche diskontinuierlich variierende Klassen, sofern sie nur innerhalb der bisher untersuchten Größe liegen, zu unserer Kenntnis gelangt sind.

Daß aber trotz ihrer Menge sie alle als die mit 10 multiplizierten Werte aus Fibonaccizahlen sich einheitlich erklären lassen, muß natürlich nur als weiterer Beweis für die Richtigkeit dieser Deutung der Zwischenzahlen gelten, der aber weiter noch schon durch die hier wieder bestätigte Erfahrung der Übereinstimmung der Gipfelklassen für Länge und Breite, sowie dadurch, daß im Laufe des Wachstums die Gestalt unserer Objekte sich nicht ändert, sich mathematisch „ähnlich“ bleibt, erbracht wird.

Variationsreihe für die Breite der Blattspreite von *Stellaria media*.

Breite in mm:	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Frequenz:	0	24	61	39	19	20	21	15	2	0

n = 200. Gipfel: 10—14.

Variationsreihe für die Breite der Blattspreite von *Oxalis acetosella*.

Breite in mm:	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
Frequenz:	0	2	11	16	30	29	32	34	35	33	5	2	1	0

n — 230. Gipfel 10—14, 15.

(Sämtliche Foliola eines Blattes wurden gemessen.)

Variationsreihe für die Breite der Blattspreite von *Lysimachia nummularia.*

Breite in mm:	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
Frequenz:	0	1	0	7	15	20	18	24	26	20	6	1	2	0

n = 140. Gipfel: 10, 11 — 14, 15 — 18.

Variationsreihe für die Länge der Blattspreite von *Lysimachia nummularia.*

Länge in mm:	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
Frequenz:	0	6	20	23	26	17	43	50	53	35	24	5	1	—

n = 300. Gipfel: 14 — 17, 18; Buckel der Kurve bei 20.

Variationsreihe für die Länge der Blattspreite von *Hypericum perforatum.*

Länge in mm:	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
Frequenz:	0	4	13	23	68	125	151	92	87	31	6	0

n = 600. Gipfel: 18; schwacher Buckel der Kurven bei 20.

Variationsreihe für die Länge der Spreite kleinerer Blätter von *Caragana arborescens.*

Länge in mm:	14	15	16	17	18	19	20	21
Frequenz:	0	5	22	59	55	38	6	0

n = 175. Gipfel: 17, 18.

Variationsreihe für die Breite der Spreite der Foliola der Blätter von *Rosa canina* (Blattzähnchen inklusive).

Breite in mm:	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36
Frequenz:	0	2	26	35	45	52	36	39	55	94	83	73	74	71	75	87	71	67	37	32	26	14	6	0

n = 1100. Buckel der Kurve bei 15 — 30, Gipfel: 18 — 22 — 25 — 28.

Variationsreihe für die Spreitenlänge der Foliola der Blätter von *Medicago sativa* (Blätter „mit Wahl").

Länge in mm:	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
Frequenz:	0	4	4	5	23	34	51	46	39	63	48	60	61	53	41	18	6	12	16	3	6	5	0

n = 600. Buckel der Kurve bei 22; Gipfel: 14 — 17 — 20 — 25, 26 — 28.

Variationsreihen für die Breite der Blattspreite von *Symphoricarpus racemosus.*

Breite in mm:	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29
Frequenz: 1)	0	0	1	4	8	7	22	21	21	28	24	15	9	3	4	0	—	—	—	—	—	—
„ 2)	0	0	4	14	32	45	70	55	46	41	35	19	13	6	4	2	0	—	—	—	—	—
„ 3)	0	1	2	3	4	7	21	17	24	35	35	34	36	47	49	44	38	29	17	22	26	9
„ 4)	0	4	8	9	13	31	43	48	47	53	55	48	55	57	59	50	44	37	19	24	30	10
„ 5)	0	6	11	31	51	47	106	109	123	137	107	98	116	103	109	98	90	69	57	44	58	32

Fortsetzung.

Breite in mm:	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51
Frequenz: 1)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
„ 2)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
„ 3)	5	2	5	6	3	4	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
„ 4)	5	3	9	9	7	5	4	0	2	2	2	1	0	2	0	0	2	0	3	0	1	0
„ 5)	39	23	18	13	15	16	16	5	2	5	9	6	7	4	1	4	3	1	7	3	4	3

Reihe 1 und 2 ermittelte gütigst Herr Leutnant a. D. stud. phil. A. Philipps.

Reihe 3, 4, 5 erhielt ich durch eigene Messungen. (Reihe 2 vergegenwärtigt die Weiterentwicklung von Reihe 1; Reihen 4 bezw. 5 die von 3.)

Es beträgt für Reihe 1) n = 167, und fallen Gipfel auf: 14 — 17, 18 — 22.
„ „ „ „ 2) n = 386, „ „ „ „ 14 — 18 — 22.
„ „ „ „ 3) n = 530, „ „ „ „ 14 — 17, 18 — 22 — 24 (Nur Buckel) — 28 — 32.
Es beträgt für Reihe 4) n = 800, und fallen Gipfel auf: 14, 15 — 17, 18 — 20 (Nur Buckel) — 22 — 24 (Nur Buckel) — 28 — 32 — 36 — 38.
Es beträgt für Reihe 5) n = 1850, und fallen Gipfel auf: 14 — 17 — 20 — 22 — 24 (Nur Buckel) — 28 — 30 — 32 — 34, 35, 36 — 38 — 40 — 42 — 45, 46 — 48 — 50, 51.

Variationsreihe für die Spreitenlänge der Foliola der Blätter von *Fragaria vesca*.

Länge in mm:	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28
Frequenz:	0	3	5	8	26	31	27	54	60	61	67	72	86	78	66	66	77	71	63

Fortsetzung.

Länge in mm:	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44
Frequenz:	40	34	28	25	23	23	13	10	4	9	9	7	6	5	2	0

n = 1160. Gipfel: 14, 15 — 22 — 26 — 34 — 38 — 42.
Buckel der Kurve bei: 17, 18 — 28 — 36.

Variationsreihen für die Spreitenbreite der Foliola von *Cytisus Laburnum*.

1. Variationsreihen,
freundlichst festgestellt von Herrn cand. phil. A. Daßler,
erhalten durch Messungen aller 3 Foliola eines Blattes durcheinander.
Reihe 2 stellt die Weiterentwicklung von Reihe 1 dar.

Breite in mm:	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39
Frequenz: 1)	0	6	4	0	5	6	10	16	39	21	25	28	34	32	22	23	30	20	13	13	12	9	3	1	4	2	1	0
„ 2)	0	6	4	0	8	17	21	38	59	41	40	50	65	48	41	41	39	27	21	14	16	9	7	1	4	2	1	0

2. Variationsreihen,

von mir festgestellt durch Messungen je des mittleren Hauptfolioli. Reihen 4 und 5 stellen die Weiterentwicklung von Reihe 3 dar.

Breite in mm:	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29
Frequenz: 3)	—	—	0	1	0	2	1	3	3	7	12	5	10	9	18	12	10	14	27	19
„ 4)	0	1	1	1	6	8	10	18	19	24	27	24	35	37	44	27	35	32	45	30
„ 5)	0	1	1	3	10	12	20	26	37	44	46	45	55	62	78	53	52	58	70	57

Fortsetzung.

Breite in mm:	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	. . . .	44	45	46	47
Frequenz: 3)	17	7	13	8	3	5	5	1	3	0	—	0	1	0	—
„ 4)	26	18	22	11	9	7	5	2	4	2	—	1	1	1	—
„ 5)	51	33	36	21	19	17	16	5	5	2	—	1	1	1	—

3. Variationsreihen,

von mir festgestellt durch Messungen je der 2 Seiten-Foliola. Reihe 7 stellt die Weiterentwicklung von Reihe 6 dar.

Breite in mm:	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28
Frequenz: 6)	—	0	4	3	4	12	15	15	22	28	19	24	23	23	18	9	11	16
„ 7)	0	3	6	10	15	25	43	59	50	83	62	76	79	99	86	49	42	48

Fortsetzung.

Breite in mm:	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41
Frequenz: 6)	12	7	6	6	5	3	0	2	2	0	0	—	—
„ 7)	34	23	14	16	11	8	0	3	2	1	0	3	0

Es beträgt für Reihe 1) n = 280, und fallen Gipfel auf: 13, 14 — 20 — 24, 25 — 28 — 32 — 36.

Es beträgt für Reihe 2) n = 620, und fallen Gipfel auf: 13, 14 — 17 (Nur Buckel) — 20 — 24 — 28 — 32 — 34 (Deutlichster Buckel) — 36.

Es beträgt für Reihe 3) n = 215, und fallen Gipfel auf: 13 — 17 — 20 — 22 — 24 — 28 — 30 (Nur kleiner Buckel) — 32 — 36 — 38 (Kleiner Gipfel) — 45.

Es beträgt für Reihe 4) n = 540, und fallen Gipfel auf: 17 — 20 — 22 (Nur kleiner Buckel) — 24 — 28 — 30 (Nur kleiner Buckel) — 32 — 38 (Kleiner Gipfel) — 45, 46.

Es beträgt für Reihe 5) n = 935, und fallen Gipfel auf: 14 — 20 — 24 — 28 — 30 (Nur kleiner Buckel) — 32 — 36 — 38 (Nur Buckel) — 45, 46.

Es beträgt für Reihe 6) n = 290, und fallen Gipfel auf: 13 — 17 — 20 — 22 (Sehr kleiner Gipfel) — 24 — 28 — 36.

Es beträgt für Reihe 7) n = 950, und fallen Gipfel auf: 20 — 22 (Nur kleiner Buckel) — 24, 25 — 28 — 34 — 36 — 40.

Auch bei den Messungen, die Mac Leod (13) zum Zwecke des Studiums der Korrelationen zwischen Länge und Breite von

Licht- und Schattenblättern vornahm, wo aber die Strecke von 5 mm als Maßeinheit zu Grunde gelegt ist, fallen Maxima meist auf Klassen, welche die besonders häufig auftretenden der von mir festgestellten Gipfelzahlen enthalten. Sicherlich hätten sich auch hier die gleichen Gesetzmäßigkeiten ergeben, wenn die Größe 1 mm als Maßeinheit gewählt wäre.

Gegenüberstellung der empirischen und theoretischen Gipfel.

Früherer empir. Gipfel.	Jetziger empir. Gipfel.	Theoretischer Gipfel.	
10	10 (selten 10-11)	$10 = 10\sqrt{1}$	Simpla.
13, 14	13, 14, 15	$14{,}1 = 10\sqrt{2}$	
17, 18	17, 18	$17{,}3 = 10\sqrt{3}$	
22	22	$22{,}4 = 10\sqrt{5}$	
28	28	$28{,}3 = 10\sqrt{8}$	
36	36	$36{,}1 = 10\sqrt{13}$	
45, 46	45, 46	$45{,}8 = 10\sqrt{21}$	
20	20	$20 = 10\sqrt{4}$	Dupla.
24	24, 25	$24{,}5 = 10\sqrt{6}$	
32	32	$31{,}6 = 10\sqrt{10}$	
40	40	$40 = 10\sqrt{16}$	
51	50, 51	$50{,}9 = 10\sqrt{26}$	
30 (schon vereinz. früher)	30	$30 = 10\sqrt{9}$	Tripla.
—	38	$38{,}7 = 10\sqrt{15}$	
48 (bei *Berberis aquifol.*)	48	$48{,}9 = 10\sqrt{24}$	
26	26	$26{,}5 = 10\sqrt{7}$	Trientaliszahlen.
—	34	$33{,}2 = 10\sqrt{11}$	
42	42	$42{,}4 = 10\sqrt{18}$	

c) An Organen mit dreidimensionalem Wachstume.

Die Messungen mit Hilfe der Schubleere, die gerade hier besonders erforderlich sind, da mir bei meinen früheren Untersuchungen infolge der ungünstigen Jahreszeit nur wenig geeignetes Material zur Verfügung stand, ergeben auch mehrgipflige Kurven. Ebenfalls wieder variieren ungeachtet der systematischen Stellung der einzelnen Arten Klassen diskontinuierlich, die (mein „Gleichheitsgesetz“ wieder bestätigend) wieder sämtlich der absolut gleichen Zahlenreihe angehören, und (im Einklange mit dem Ludwigschen

Gesetz) wieder die Abscisse jetzt im Verhältnisse der Kubikwurzeln aus Fibonaccizahlen teilen. Speziell lassen sich die Zwischenzahlen wieder als die mit 10 multiplizierten Werte auffassen, wie auf Grund nachfolgender Gegenüberstellung der empirischen und theoretischen Werte ersichtlich ist.

Variationsreihe für die Breite der „Nüßchen“ von *Alnus glutinosa*.

Empirischer Gipfel: 10.

Zahl der mm:	7	8	9	10	11	12	13	14	
Häufigkeit:	0	33	89	122	73	26	8	0	sa = 350 Exemplare.

Variationsreihe für die Breite der Früchte von *Rosa canina*.

Empirischer Gipfel: 13, 14.

Zahl der mm:	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	
Häufigkeit:	0	7	14	39	65	62	21	4	2	1	0	sa = 215 Exemplare.

Variationsreihe für die Breite der Früchte (ohne „Becher“) unserer einheimischen Eichen (*Quercus Robur* und *Q. sessiliflora* durcheinander).

Empirischer Gipfel: 13, 14 — 17.

Zahl der mm:	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	
Häufigkeit:	0	5	20	35	70	75	20	12	8	0	sa = 250 Exemplare.

Variationsreihe für die Länge der „Nüßchen“ von *Alnus glutinosa*.

Empirischer Gipfel: 13 — 17, 18.

Zahl der mm:	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	
Häufigkeit:	0	20	42	53	64	112	215	196	37	1	0	sa = 750 Exemplare.

Variationsreihe für die Länge der Früchte (ohne „Becher“ und „Spitze“ von *Quercus*, *Q. Robur* und *Q. sessiliflora* durcheinander).

Empirischer Gipfel: 13, 14 — 17, 18 — 20 — 23 — 28.

Zahl der mm:	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29
Häufigkeit:	0	8	13	11	20	29	35	24	78	70	84	108	65	23	10	7	6	0

sa = 600 Exemplare.

Gegenüberstellung der empirischen und theoretischen Gipfel.

Früherer empir. Gipfel.	Jetziger empir. Gipfel.	Theoretischer Gipfel.
—	10	$10 = 10\sqrt[3]{1}$
13	13, 14	$12{,}6 = 10\sqrt[3]{2}$ $14{,}4 = 10\sqrt[3]{3}$
17	17, 18	$17{,}1 = 10\sqrt[3]{5}$
20, 21	20	$20 = 10\sqrt[3]{8}$
23, 24	23	$23{,}5 = 10\sqrt[3]{13}$
27, 28	28	$27{,}6 = 10\sqrt[3]{21}$

V. Teil.

Der Einfluss der Selektion etc. auf die Gesetzmässigkeit der diskontinuierlichen Variation.

Nicht nur ebenfalls weiter für die Entscheidung der Frage, ob die Zwischenzahlen eine zufällige Erscheinung bedeuten oder auf gesetzmäßigen inneren Vorgängen beruhen, ist es von Wichtigkeit, zu untersuchen, wie sich die Lage des jeweiligen Hauptgipfels unter der Einwirkung positiver oder negativer Selektion verändert. Auch über das Wesen dieser selbst, ihren Einfluß auf den Gestaltungs- und Wachstumsprozeß der Lebewesen verspricht dies Studium zu belehren.

Es hat sich ja durch die Untersuchungen von de Vries (14) erwiesen, und hat Klarheit gebracht über „Variabilität" und „Mutabilität" der Arten, daß der Hauptgipfel, wie er bei hinreichend genügenden Feststellungen empirisch zustande kommt, für jede Spezies als konstant sich zeigt, sofern die Individuen nur einigermaßen gleichen Vegetationsbedingungen ausgesetzt sind. So besitzt zum Beispiel *Chrysanthemum segetum* (15) das gleiche Maximum in Holland wie in Thüringen. Geringen Lebens-Veränderungen entspricht nur eine Verschiebung der zu berechnenden „Konstanten" eines Polygones, der „Schwerpunktsordinate" etc., indem bald die rechts, bald die links vom primären Gipfel gelegene Partie der Kurve bei graphischer Darstellung infolge stärkerer oder geringerer Frequenz größerer oder kleinerer Individuen oder Organe etc. sich ausgebuchteter resp. eingebuchteter (als im Normalfalle miteinander

völlig gleichgestalteten Kurvenhälften) zeigt. Aber wenn die Stärke und Nachhaltigkeit der Selektion einen gewissen Grad überschreitet, stellt sich ein neues Maximum ein, und wird die Variation eines Merkmales gewissermaßen aus der alten Gleichgewichtslage herausgebracht, in eine neue übergeführt.

Am sichersten müßten ja zweifellos direkte Kulturversuche die Entscheidung des Problems bringen, ob stets Gesetzmäßigkeit oder unter Umständen auch Willkür in der Tektonik der Organismen obwaltet. Aber da es ja hier nicht darauf ankommt, den Einfluß irgend eines bestimmten Ernährungsfaktoren in spezieller Weise zu ergründen, sondern nur im allgemeinen die Reaktion der lebenden Substanz zu prüfen, beschränkte ich mich auf Fälle, wo in der Natur selbst durch irgendwelche anormale Lebenslage abweichende Variationsverhältnisse augenfällig herbeigeführt wurden.

Es zeigt sich nun überall aus den im folgenden gegebenen bezüglichen Resultaten beim Vergleiche der „normalen" und der durch Selektion beeinflußten Variation eines Merkmales auch jetzt die Giltigkeit des „Gleichheitsgesetzes" der diskontinuierlichen Variationen — wie bereits in der früheren Arbeit (16) —, daß die Einwirkung jener keine prinzipiellen Änderungen zur Folge hat, sondern eine bedingte ist. Selektion vermag eine Verschiebung des primären Gipfels nur auf eine andere „Klasse" zu bedingen, die auch schon früher als Nebengipfel in die Erscheinung getreten war, zur selben mathematischen Reihe wie das ursprüngliche Maximum zugehört.

Auch da, wo auf dem Gebiete meristischer Variation andere Zwischenzahlen als die bisher konstatierten, von anderen mathematischen Relationen, durch die Anordnung etc. der Organe bedingt, auftreten, wie unter Abschnitt a, zeigen sich keine fundamentale Baudifferenzen mit abweichender mathematischer Gesetzmäßigkeit, und bleibt ebenfalls das Bauprinzip gewahrt.

Ein gleiches Ergebnis fand ich auch in Arbeiten von de Bruyker (17), Mac Leod (18), Reinöhl (19) und de Vries (20) etc., als ich sie daraufhin beachtete.

Die natürliche Entwicklung der Organismen beeinflussen eben außer dem jeweiligen „monde ambiant" auch Kräfte, die als „innere" zu bezeichnen sind, und so kommt es, daß „de invloed van de voeding combineert zich met den invloed van het erfelijk voedingsvermogen van het ei en met den invloed dien de verschillende deelen vae het organisme op elkander uitoefenen. Elk individu is de drager eener dergelijke combinatic. Van die combinatie hangt de waarde van elke elementaire eigenschap bij elk individu af." (18)

a) Der Einfluß der Selektion auf die Gesetzmäßigkeiten der diskontinuierlichen meristischen Variationen.

Variationsreihen für die Zahl der Staubgefäße in der Blüte von *Chelidonium majus.* Die Zählungen geschahen zu verschiedenen Zeiten während der Vegetationsperiode. Die

Staubgefäße sind in viergliedrigen Quirlen angeordnet. Demgemäß variieren stets alle durch 4 ganz teilbaren Klassen diskontinuierlich. „Normal“ finden wir die Zahl der Staubgefäße nur zur mittleren Blühzeit. Indes zeigt sich überall stets die gleiche Anordnung und Gesetzmäßigkeit erhalten. Die Differenzen sind nur graduell.

Zahl der Staubgefäße:		11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	
Häufigkeit.	sa = 200:	1	5	2	3	4	25	13	15	22	56	17	17	7	17	—	Juli (Normal).
„	sa = 120:	3	6	3	10	15	28	13	7	8	12	5	2	3	5	—	April (Ende).
„	sa = 250:	10	10	2	4	6	57	14	15	26	31	22	18	15	29	1	Oktober.

Variationsreihen für die Zahl der Blüten in den „Trugdolden“ von *Cornus mas.* Jene sind zum größten Teil in zwei- oder viergliedrigen Wirteln angeordnet. Deshalb variieren die geraden Zahlen (Klassen) diskontinuierlich. Ich stelle meine Zählungen, die ich an Blüten eines sehr verkümmerten, schwächlichen Strauches aus dem Greizer Parke vornahm, den Zählungen gegenüber, die von Vogler (21) in der Schweiz angestellt wurden. Der Vergleich der drei Reihen ergibt einen gleichen Befund bezüglich des Vermögens der Selektion wie eben bei *Chelid. maj.*, Reihe I und II gibt die Variationen der Greizer Blüten wieder. In Reihe II sind die Exemplare von Reihe I nicht mit enthalten.

Zahl der Blüten:		4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
Häufigkeit	I:	1	1	3	3	6	7	9	17	20	14	15	5	6	1	3	—	—	—	—
„	II:	1	1	4	10	17	16	23	33	52	34	37	23	30	16	26	9	10	2	3
„	III:	3	1	6	8	23	24	35	40	57	40	48	45	70	60	61	59	80	48	60

Fortsetzung.

Zahl der Blüten:		23	24	25	26	27	28		
Häufigkeit	I:	—	—	—	—	—	—	sa = 110	Exemplare.
„	II:	1	4	—	—	—	—	sa = 350	„
„	III:	52	50	28	22	22	11	sa = 1000	„

b) Der Einfluß der Selektion auf die Gesetzmäßigkeiten der diskontinuierlichen quantitativen Variationen.

Variationsreihen für die Länge der Blattspreite von *Lysimachia nummularia.* Reihe I kennen wir bereits von früher. Sie entstand durch Messung von Blättern „ohne Wahl“. Reihe II demonstriert hingegen die Variationsverhältnisse von zwar völlig ausgewachsenen Blättern, die aber von schwächlichen Individuen stammen. Reihe III ergab sich endlich bei Berücksichtigung von wohl normalen, doch jugendlichen Blattzuständen.

Zahl der mm:	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	
Häufigkeit I:	—	—	—	—	—	—	9	20	23	26	17	43	50	53	35	24	5	1	—	sa = 300 Exempl.
„ II:	—	—	7	12	15	28	29	36	39	42	36	19	23	14	—	—	—	—	—	sa = 300 „
„ III:	6	18	39	38	53	54	37	11	26	17	1	—	—	—	—	—	—	—	—	sa = 300 „

Variationsreihen für die Länge der Blattspreite von *Hypericum perforatum.* Reihe I ist die gleiche von früher. Reihe II wurde gewonnen durch Messungen von Blättern ausnehmend kräftiger Individuen.

Zahl der mm:	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31
Häufigkeit I:	—	—	—	4	13	23	68	125	151	92	87	31	6	—	—	—	—	—	—	—	—	—
„ II:	—	5	12	18	20	19	35	53	56	48	58	60	69	52	42	19	11	5	4	2	3	—

sa je 600 Exemplare.

Zweifelsohne würden sich analoge Verhältnisse auch beim entsprechenden Studium von Organen mit ein- bezw. mit dreidimensionalem Wachstume herausstellen.

VI. Teil.

Der Unterschied zwischen den Variationen von „Zufälligkeiten“ etc. und von „Merkmalen“ der Pflanzen.

Die bisher gewonnenen Resultate, im Verein mit den Ergebnissen früherer Untersuchungen gestatten es nunmehr, deutlich mehrere fundamentale Differenzen zwischen den Variationen einerseits von „Merkmalen“ der Pflanzen, andererseits von sogenannten Zufälligkeiten, Ereignissen etc. zu erkennen.

Als Unterschied muß es schon gekennzeichnet werden, daß bei den Pflanzen das Maximum sich immer noch konstant erhält, selbst wenn auch die Grundlagen des Versuches, d. h. im gegebenen Falle, die Lebensbedingungen einige Veränderungen erfahren. Es ist ganz klar, um die bereits erwähnte Gleichheit des Hauptgipfels für *Chrysanthemum segetum* sowohl bei Zählungen der Randstrahlen in Holland wie in Thüringen nochmals als ein besonders deutliches Beispiel anzuführen, daß eine innere Kraft, und zwar die Eigenschaft der Erblichkeit, hier die Befähigung gibt, gewissen Widerstand gegen Einflüsse von außen her zu leisten. Denn ganz natürlich bestehen in beiden Ländern voneinander abweichende, ja sicher nicht wenig abweichende Ernährungsbedingungen.

Weiter ist es aber für Pflanzen charakteristisch, daß die Variationen ihrer Merkmale als keine kontinuierlichen, sondern als diskontinuierliche sich zeigen, stets, sofern nur die Variationsweite eine nicht zu geringe ist.

Vor allem jedoch geschehen eventuelle Veränderungen, Verschiebungen des primären Maximums nicht beliebig, sondern von strenger Gesetzmäßigkeit beherrscht. Während die Größe seiner Verschiebung für „Zufälligkeiten“, Merkmale von Anorganismen etc. eine schwankende, jeweilig verschiedene, voraus nicht zu ermittelnde ist, springt es im gleichen Falle, wo es sich um Merkmale von Pflanzen handelt, auf ganz bestimmte mathematisch gesetzmäßige Variationsklassen über, die schon immer bevorzugt waren, die gleichsam determiniert von jeher erscheinen.

VII. Teil.

Die Übereinstimmung und der Unterschied zwischen den Variationen von Merkmalen der Pflanzen und Tiere.

Auch zwischen den Variationen von Merkmalen der Pflanzen und Tiere ist eine gewisse Abweichung nicht zu verkennen, wenn man die zahlreichen statistischen Untersuchungen, die besonders von Ammon (22), Bateson (23), Davenport (24), Dunker (25), Weldon (26) an Tieren vorgenommen wurden, zum Vergleiche heranzieht, ein Unterschied, wie er ganz richtig schon früher von Ludwig (27) erkannt wurde.

Bei den Variationskurven, wie sie von zoologischer Seite ermittelt werden, fehlt die Polymorphie. Es findet sich hier jeweilig nur ein Hauptwert vor, um den herum die übrigen Varianten kontinuierlich sich gruppieren.

In sonstiger Übereinstimmung mit denen der Pflanzen differieren aber die Variationen von Merkmalen der Tiere von denen der Anorganismen, der Ereignisse in den erörterten Punkten.

Weiterhin liegen auch hier die Gipfel auf Zahlen, die mathematisch nicht bedeutungslos, sondern gesetzmäßig sind. Zeigten doch so Wasteels und Mac Leod (28), daß die Zahlen der Fibonacci-Reihe auch im Tierreiche eine Rolle spielen.

VIII. Teil.

Die Elementarstruktur der Organismen, die Hypothese der rhythmischen Teilung der kleinsten lebenden Zellindividualitäten, zur Erklärung der konstatierten mechanischen Gesetzmässigkeiten in der Tektonik der Organismen.

Selbstverständlich muß dem gesetzmäßigen, konstanten, diskontinuierlichen Auftreten bestimmter Zahlenverhältnisse bei den Variationen der Merkmale von Organismen auch eine bestimmte Ursache zugrunde liegen, und es ist von vornherein klar, daß es mit dem Entwickelungsprozesse in kausalem Zusammenhange steht,

Die Fälle diskontinuierlicher Variation repräsentieren die „normalen“ Wachstumsetappen, während alle zwischen ihnen liegenden kontinuierlichen Variationen auf Störungen etc. während der Entwicklung zurückzuführen sind. Aus dem Auftreten jeweilig bestimmter Zwischenklassen müssen wir so zur Erklärung des sprungweise erfolgenden Wachstumes auf bestimmte innere Vorgänge schließen.

Ich habe nun bereits früher (29) in Übereinstimmung mit den Ansichten Ludwigs (30) das Zustandekommen der konstatierten Gesetzmäßigkeiten durch die Annahme bestimmter, gesetzlicher, einfacher Teilungsarten der kleinsten lebenden Teilchen, die die Lebewesen aufbauen, zu begründen versucht. In meiner Abhandlung (31) über „Das normale Längen-, Flächen- und Körperwachstum der Pflanzen“ habe ich ausführlicher die Notwendigkeit dieser Anschauung dargetan und zu zeigen versucht, wie wirklich eine gute und vollkommene Erklärung so gegeben ist, die mit keinem wissenschaftlichen Ergebnis nicht nur nicht in Widerspruch steht, sondern im Gegenteil direkt als logische und wissenschaftliche Notwendigkeit erscheinen muß.

Jetzt kann ich mich zudem noch auf die neuesten Entdeckungen Gaidukows stützen, der mit Hilfe des Ultramikroskopes den protoplasmatischen Zellinhalt der Pflanzen aus kleinen, lebhaft sich bewegenden Teilchen von 5—100-Millionstel Millimeter Durchmesser, den „Ultramikronen“, als jetzt letzten sichtbaren lebenden Körperchen zusammengesetzt fand. Wenn wohl auch diese kleinen, mit Leben begabten Individualitäten der Zelle mit den theoretischen „Lebenseinheiten“ immer noch nicht identisch sein mögen, sondern wohl vielmehr erst noch Aggregate aus letzteren darstellen, ist so doch wieder ein neuer Beweis erbracht, daß unsere Kenntnis über die Anatomie der Zelle noch recht unvollkommen bis in die allerneueste Zeit war, und sicher noch ist, daß die vorläufige Unsichtbarkeit der hier vorausgesetzten kleinsten lebenden Elemente ein ernstliches Bedenken gegen die angenommene Wachstumshypothese sicherlich nicht zu erregen vermag.

Sei es nun, daß wir jene im Sinne Darwins (32) „Gemmulae“ nennen, sei es, daß wir mit jenen die Vorstellungen Spencers (33) über dessen „Physiological units“ oder Wiesners (34) über die „Plasome“, Hertwigs (35) über die „Bioblasten“, Weismanns (36) über die Biophoren“, die von de Vries (37) über die „Pangenen“ oder Nägelis (38) über sein aus „Micellen“ aufgebauten „Idioplasmas“ etc. verbinden, stets lassen sich so alle Organismen trotz systematischer Unterschiede von einem einfachen, gemeinsamen Gesichtspunkte begreifen und zusammenfassen, in einer Weise, wie sie den je nach der Art des Wachstumes gleichen Gesetzmäßigkeiten entspricht. Es ist ja von selbst einleuchtend, daß die letzten, einfachsten, kleinsten lebenden „Bausteine“ sich nicht oder kaum voneinander unterscheiden können. Andererseits aber finden trotzdem auch die späteren Verschiedenheiten der Organe, Individuen und Arten ihre Begründung. Denn wie ein Architekt aus gleichem Materiale, Ziegelsteinen, gleichwohl die unterschiedlichsten Gebäude

bezüglich Größe, Form und Stil entstehen lassen kann, muß es auch hier denkbar sein, daß trotz gleicher Grundlage schließlich die differentesten Formen zur Schau gelangen können, infolge der den „Lebenseinheiten“ als Erblichkeitsträgern inhärenten, je bestimmten Größe der Neigung, die Teilungen bis zu einer gewissen Stufe fortschreiten zu lassen, auf je gewisse Art zu Komplexen immer höherer Ordnung zusammenzutreten etc.

Man hat dann also nur noch anzunehmen, daß der Teilungsmodus jeweilig ein bestimmter ist, wie er sich aus den mathematischen Beziehungen der diskontinuierlichen Variationen erschließen läßt, z. B. zur Erklärung der scheinbar ganz besonders häufigen, vielleicht fast allgemein auftretenden Fibonaccizahlen, daß das Verhältnis der beiden Teilstücke, in die ein Plasom wie im Falle der „gewöhnlichen“ Teilung zerfällt, das von Mutter zu Tochter ist; dann hat das eine stets erst eine Reifungsperiode zu durchleben, bevor auch es an den nunmehr regelmäßigen Teilungen teilnehmen kann.

Tatsächlich konnte ja auch bereits speziell dieser bestimmte Vermehrungstropus, der aus der Kaninchenaufgabe des Fibonacci wohl bekannt ist, wirklich in der Natur an der *Bacillariacee Melosira arenaria* beobachtet werden.

Auch für jede mathematisch andere Art der diskontinuierlichen Variation ist durch die Annahme besonderer Vermehrungsweisen der kleinsten lebenden Zellindividualitäten eine ursächliche Erklärung zu geben, wie dies von Wasteels (40) im allgemeinen theoretisch, in einigen Fällen aber auch bereits speziell anwendbar, (41) gezeigt wurde. Dabei wären stets nur geringe Modifikationen von der gewöhnlichen, normalen, rhythmischen Zweiteilung, und der eben erwähnten nach den Zahlen des Fibonacci, wie auch immer die Zwischenzahlen zur Erscheinung kämen, zur Begründung erforderlich. Dadurch, daß die verschiedensten Variationsreihen der Zwischenklassen sich nur durch die verschiedenen Zahlenwerte stets derselben theoretischen allgemeinen „Konstanten“ unterscheiden, bleibt stets ein gewisser innerer Zusammenhang bestehen. (40)

Rein mechanisch dürfte wenigstens für das Auftreten bestimmter Zahlenregelmäßigkeiten bei den Variationen organischer Eigenschaften eine genügende Erklärung nicht zu geben sein, wennschon an und für sich das Zustandekommen von Divergenzen auf diesem Wege plausibel erscheinen muß, wie Schwendener (42) zeigte. Mag immerhin gegenseitiger Druck und Verschiebung von Organen während der Entwicklung von Bedeutung sein, schon das konstante Auftreten desselben Hauptgipfels, abgesehen von den jeweiligen mathematischen Regelmäßigkeiten, muß bei solchen Erklärungsversuchen ein Rätsel bleiben, da schon alle Voraussetzungen einer mechanischen Theorie den Tatsachen widersprechen. Nur durch die gegebene Hypothese dürfte vorläufig eine befriedigende Lösung der Frage nach der Ursache gegeben sein, zumal Druck und Verschiebung allein ganz unmöglich die direkten Fibonacci

zahlen, ihre Quadrat- resp. Kubikwurzeln bei den quantitativen Variationen bedingen können.

Um das vindizierte Wachstumsgesetz in der einfachsten Form, wie es mir Herr Hofrat Prof. Dr. Ludwig (43) in dankenswerter, gütiger Weise über den Punkt mitteilt, auszusprechen, verteilen sich die Teilplasome gleichmäßig über den Raum des Mutterplasomes. So resultieren ja alle beobachteten Wertigkeiten der Fibonacciglieder bezw. bei linearem, wie Flächen- und Körperwachstum. So ist es wohl zu verstehen, daß bei jeder Art des Wachstums die Zwischenzahlen je die absolut gleichen sind, welche Dimension auch immer im Falle einer mehrdimensionalen Stoffzunahme Berücksichtigung findet. Denn auf diese Weise muß die Vergrößerung des studierten Organes nach allen Richtungen hin, um die es sich im gegebenen Falle handelt, in gleichem Verhältnisse statthaben, d. h. die Gestalt des Organes muß sich bei mehrdimensionalem Wachstume mathematisch „ähnlich" bleiben. Dies aber galt es auch, zu begründen.

IX. Teil.

Kurze Zusammenfassung der wichtigsten, durch variationsstatistische Untersuchungen bezüglich des Wachstumsprozesses der Lebewesen gewonnenen Erfahrungen.

Das organische Wachstum zeigt sich gesetzmäßig schon insofern, als eine hinreichende Menge von Zählungen irgend welcher Organe eines Lebewesens oder von Messungen eines beliebigen Gliedes etc. stets einen bestimmten Mittelwert ergibt, um den herum die übrigen Varianten sich gruppieren. Deren Frequenz wird im allgemeinen um so geringer, je weiter entfernt die betreffende „Klasse" von Varianten von der „Gipfelklasse" liegt, wie dies ja aus der Wahrscheinlichkeitslehre bekannt ist. Im großen und ganzen weichen die empirisch ermittelten Variationsverhältnisse von den theoretisch jeweilig zu berechnenden nur innerhalb der zulässigen Fehlergrenze ab. Mit je ganz bestimmter, festzustellender Größe der „Wahrscheinlichkeit" darf man innerhalb einer gewissen Zahl von Individuen oder Organen solche von bestimmter Art und in bestimmter Menge anzutreffen erwarten.

Das „Maximum" ist nicht jeweilig ein beliebiges, wie bei den Variationen von „Ereignissen", Zufälligkeiten", von „Merkmalen" von Anorganismen etc., sondern besitzt konstante, für die Spezies charakteristische Lage, auch wenn etwas differente Lebensbedingungen eintreten. Schon daraus ist es deutlichst ersichtlich, daß bei dem Entwickelungsprozesse der Lebewesen neben den von außen her einwirkenden Faktoren auch „innere" Kräfte eine bestimmende Rolle spielen, ganz offenbar eine bestimmte, erblich fixierte „Entwickelungs-Richtung" zu veranlassen streben, und so bis zu einem gewissen Grade Einflüssen von außen entgegenwirken.

Der Organismus wächst somit also unter der Einwirkung beider Arten von Faktoren, und die individuellen und partiellen Variationen sind die Folge. Der stärkeren oder geringeren Abweichung vom Hauptwerte entspricht ursächlich die stärkere oder geringere Beteiligung einer jeder dieser beiden Gruppen von Faktoren bei ihrem kombinierten Einwirken auf den sich entfaltenden Organismus. Die dem oben erwähnten Verteilungsgesetze entsprechende Häufigkeit der einzelnen „Variationsklassen“ kommt zustande, weil (wie überall, wo konstante Ursachen und zufällige, veränderliche Einwirkungen auftreten) sich „in der großen Zahl“ der Fälle die veränderlichen Faktoren kompensieren, da sie nach den allerverschiedensten Richtungen hin, in verschiedenstem Sinne, erfolgen.

Die Variationen der Merkmale speziell von Pflanzen unterscheiden sich von denen der Anorganismen auch noch besonders durch die Erscheinung der „diskontinuierlichen“ Variabilität. „Zwischenzahlen“, d. h. Klassen mit „supranormaler“ Frequenz der Varianten, die diesen nach den theoretischen Berechnungen des Newton-Pascalschen Binomiums oder des Gaußschen Wahrscheinlichkeitsintegrales nicht zukommt, treten überall bei statistischen Ermittelungen auf, wo die Variationsweite nur einigermaßen bedeutend ist; woraus zu entnehmen, daß das Wachstum der Pflanzen und ihrer Organe nicht kontinuierlich, gleichmäßig, sondern rhythmisch, sprungweise statthat.

Die Zwischenzahlen zeigen sich auch nicht beim statistischen Studium von Merkmalen der Tiere, und so ist darin ein fundamentaler Unterschied in der Variation zwischen beiden Reichen der Lebewesen gegeben: das Wachstum des Tieres erscheint ungleich begrenzter gegenüber dem der Pflanzen.

Daß die inneren Kräfte hauptsächlich den Gestaltungsprozeß beeinflussen, daß das Wachstum, seine Etappen ganz bestimmte, nicht willkürliche sind, ist daraus zu entnehmen, daß die diskontinuierlich variierenden Klassen sich stets je als ein und dieselben erhalten, und immer zur Schau gelangen, wenn nur der betreffende „Variationsbezirk“ durch hinreichend zahlreiche Varianten vertreten ist. Meist genügen schon wenige Untersuchungen, um sie hervortreten zu sehen.

Weiter springt das primäre Maximum, wenn es wirklich seine Lage verändert, im Falle, daß die äußeren Lebensbedingungen doch die inneren Gestaltungskräfte an Einfluß und Nachhaltigkeit übertreffen, stets auf eine dieser Zwischenklassen über, ist also stets in seiner Lage von vornherein gleichsam determiniert, nicht beliebig und gesetzlos wie bei den Merkmalen der Anorganismen. Der Einfluß der Selektion (in positiver oder negativer Richtung) auf das Wachstum der Pflanzen erscheint also nur in beschränkter Weise als derartiger, daß lediglich graduelle Differenzen sich ergeben. Der Bau ist ein bestimmter, jeweilig charakteristischer, und im Prinzip stets unveränderbar. Dafür sprechen die Ergebnisse des Studiums sowohl der individuellen wie partiellen, sowohl der Kon- wie der Devariationen, ungeachtet, ob die Variabilität sich von meristischer oder quantitativer Natur zeigt, ganz eindeutig.

Die Zwischenzahlen sind ferner stets Zahlen ein und derselben absolut gleichen mathematischen Zahlenreihe, nicht nur je bei einer Art, sondern bei den Arten, ungeachtet der phylogenetischen Stellung, je bei linearem, Flächen- und Körperwachstum, und im Falle der letzten beiden Arten eines mehrdimensionalen Wachstumes ungeachtet der Dimensionen. Die materielle Grundlage muß also für alle bezüglich untersuchten Arten die gleiche sein. Geringe Differenzen der Spezies bestehen darin, daß in manchen Fällen sämtliche bezügliche Zwischenzahlen, in anderen nur gewisse von ihnen mit Regelmäßigkeit auftreten, daß bald die, bald jene als besonders häufig sich erweisen.

Auch auf dem Gebiete der meristischen Variabilität finden sich fast allgemein verbreitet ein und dieselben Zahlenverhältnisse vor; doch lassen sich hier verschiedene „Reihen" konstatieren, da hier natürlich auch die Art und Weise der Anordnung der Organe, ob spiralig, hemicyklisch oder lediglich quirlig, von Belang sein muß.

Auch mathematisch betrachtet, sind die „Zwischenklassen" von strenger Gesetzmäßigkeit. In den meisten Fällen stehen sie zur „Fibonacci-Reihe" in Beziehung. So fallen das primäre und die sekundären Maxima im Falle meristischer Variationen fast immer direkt auf Glieder der Reihe oder ihrer Multipla, und es werden so die Hauptvariationsgipfel durch die der Nebenvariation in den Näherungsverhältnissen des „goldenen Schnittes" geteilt. Im direkten Verhältnisse der Fibonaccizahlen geschehen weiter die diskontinuierlichen Variationen von Organen mit typischem Längenwachstum, in dem ihrer Quadratwurzeln die von solchen mit „normalem" Flächenwachstum, endlich in dem ihrer Kubikwurzeln da, wo eine „reguläre" Volumenzunahme statthatt, d. h. für die zweite und dritte Art des Wachstumes da, wo die Gestalt, die Form eines Organes stets dieselbe, sich „ähnlich" bleibt. — Auch im Tierreiche können die Maxima der Variationspolygone auf Zahlen derselben Reihe liegen. Es entwickelt sich nach ein und demselben Prinzip nicht nur das Organ, das Individuum, die Art, die Sippen, sondern auch die Pflanze und das Tier, und es wird so trotz des scharfen, oben erörterten Unterschiedes im Wesen des Wachstumes zwischen beiden Reichen eine „innere" Beziehung geschaffen und gleichsam angedeutet, daß der Ausgangspunkt auch der phylogenetischen Entwicklung für beide Reiche derselbe ist.

Allen konstatierten Erscheinungen wird bei einem Erklärungsversuche, nicht nur ohne Widerspruch mit irgend einer wissenschaftlichen Tatsache, sondern direkt im Einklange mit den Ergebnissen neuester biologischer Forschung (auf andre, rein mechanische Weise niemals!) Rechnung getragen durch die Annahme einer „Elementarstruktur" der Organismen, wo die kleinsten, mit der Fähigkeit des Wachstums und der Teilung begabten „Lebenseinheiten" je in bestimmter, gesetzlicher, aus dem Zahlenverhältnisse der diskontinuierlich variierenden Klassen zu erschließender, von der gewöhnlichen, rhythmischen Zweiteilung nur wenig modifizierter, in der Natur z. T. auch bereits beobachteter Weise sich vermehren, und, vielleicht infolge gegenseitigen Druckes und Ver-

schiebung (da sich die Teilstücke über den Raum der „Mutterlebenseinheit“ verbreiten) die relative Anordnung je beibehalten, die sie, durch organische Kräfte bewirkt (analog den Verhältnissen beim Kristalle), in der jugendlichsten Organanlage einnehmen.

Nachtrag.

Während des Druckes vorliegender Arbeit übersandte mir Herr Prof. Dr. P. Vogler aus St. Gallen liebenswürdigerweise seine Abhandlung: „Variationsstatistische Untersuchungen an den Blättern von *Vinca minor* L.“ (Sep.-Abdr. aus dem Jahrbuch 1907 der St. Gallischen Naturwiss. Gesellschaft.) Auch durch die dabei erhaltenen Resultate finden das Ludwigsche Gipfelgesetz, sowie mein „Gleichheitsgesetz“ der diskontinuierlichen Variationen ihre volle Bestätigung. Denn stelle ich den von Vogler ermittelten Zwischenzahlen die von mir festgestellten gegenüber, so muß im Hinblicke auf die p. 10 geschilderten, bei Messungen sich ergebenden Schwierigkeiten und Fehler die Übereinstimmung zwischen den beiderseits gefundenen Maximis als recht vollkommen bezeichnet werden. Es entsprechen einander:

Voglers empir. Gipfel:	10	12, 13, 15	17, 18	20	22	25	28	30
Ritters empir. Gipfel:	10	13, 14, 15	17, 18	20	22	24, 25	27, 28	30

Fortsetzung.

Voglers empir. Gipfel:	32	34	35	37, 38	40	42	45	47	50, 51	54, 55
Ritters empir. Gipfel:	32	34	36	38	40	42	45, 46	48	50, 51	54, 55

Über die Einwirkung der Lichtstrahlen von 280 $\mu\mu$ Wellenlänge auf Pflanzenzellen.

Von

Joh. Schulze.

Mit Tafel I und II und einer Abbildung im Text.

Einleitung.

Die Strahlen von 280 $\mu\mu$ Wellenlänge gehören zu den ultravioletten Strahlen des Spektrums. Über die Natur dieser Strahlen sind wir genau orientiert. Es sind die am stärksten gebrochenen Strahlen. Die chemische Wirkung ist hier am stärksten, die kalorische am geringsten. Man faßt sie daher mit den blauen und violetten als chemische Strahlen zusammen. Über die Wirkung der letzteren sagt Finsen in seiner Arbeit „Über die Bedeutung der chemischen Strahlen des Lichtes für Medizin und Biologie": „Wenn man eine Reihe von Beobachtungen über den Einfluß monochromatischen Lichtes auf verschiedene Organismen zusammenhält, so zeigt es sich, daß lebende Organismen durch sie unangenehm beeinflußt werden, ja, daß die chemischen Strahlen sogar, wenn sie genügend stark sind, geradezu schädlich wirken![1]) Aus dieser Arbeit Finsens geht auch hervor, welchen wichtigen therapeutischen Faktor wir in den kurzwelligen, besonders den ultravioletten Strahlen besitzen. Ihre physiologische Wirkung ist denn auch in neuerer Zeit wiederholt Gegenstand von Untersuchungen gewesen, die hauptsächlich darauf hinausgingen, durch die Erforschung der Wirkung dieser Strahlen auf den lebenden Organismus, besonders auf das lebende Protoplasma, neue Grundlagen für ihre Verwertbarkeit in der Medizin zu gewinnen. Die Versuche wurden vorwiegend an zoologischen Objekten ausgeführt. Untersuchungen über die Beeinflussung des Pflanzenorganismus durch ultraviolette Strahlen können nun nicht nur von diesem, sondern auch von dem botanischen Gesichtspunkte aus großes Interesse beanspruchen.

[1]) p. 8.

Bekanntlich sind die verschiedenartigen Strahlen des weißen Lichtes auch für die Pflanzen physiologisch ungleichwertig. Während für die Assimilation vorwiegend Strahlen zwischen den Frauenhoferschen Linien *B* und *C* in Betracht kommen, werden Wachstums- und Bewegungsvorgänge hauptsächlich durch die stärker brechbaren Strahlen bedingt.

Ihre besondere Berücksichtigung erscheint noch aus folgenden Gedanken heraus sehr berechtigt. Der Unterschied in der Wellenlänge zwischen den roten Strahlen (Frauenhofersche Linie *C*—*B*) und den mittleren blauen Strahlen (Linie *F*—*G*) beträgt etwa 200 $\mu\mu$; eine ähnlich große Differenz besteht auch zwischen Blau, *F*—*G*, und den äußersten nicht gerade zu schwach auftretenden ultravioletten Strahlen des Sonnenlichts oder dem Licht der Magnesiumlinie von 280 $\mu\mu$ Wellenlänge. Es ist demnach nicht ausgeschlossen, daß sich zwischen den sichtbaren blauen und den ultravioletten Strahlen von 280 $\mu\mu$ Wellenlänge ein ähnlicher Unterschied in der physiologischen Wirksamkeit zeigt, wie zwischen den sichtbaren blauen und roten Strahlen.

Versuche, bei denen Pflanzenzellen besonders der Wirkung der ultravioletten Strahlen ausgesetzt werden, entsprechen auch teilweise den natürlichen, unter gewöhnlichen Bedingungen auf die Pflanzen wirkenden Verhältnissen; denn das Licht der Sonne ist sehr ultraviolettreich. Es gelangen aber keineswegs alle ultravioletten Strahlen auf die Erde, da besonders durch die tieferen dichten Luftschichten ein großer Teil derselben absorbiert wird. In höheren Schichten der Atmosphäre sind sie also reichlicher noch im Licht enthalten, und man glaubt daher, da, soweit bekannt, den ultravioletten Strahlen eine hohe formative Wirksamkeit zukommt,[1]) ihnen neben andern Faktoren einen großen Anteil an der abweichenden Formation unserer Gebirgsflora zuschreiben zu müssen.

Literatur.

Von seiten der Pflanzenphysiologen sind noch keine Untersuchungen über den direkten Einfluß des ultravioletten Lichtes oder einer bestimmten Linie dieses Spektralbezirks auf die Pflanzenzellen angestellt worden. Es rührt das wohl daher, daß bis vor kurzem geeignete Apparate, die ultravioletten Strahlen zu isolieren und mit ihnen bequem arbeiten zu können, fehlten.

Meist half man sich damit, die ultravioletten Strahlen auszuschalten und durch Vergleich mit den Versuchen, in denen sie nicht vor dem Objekt abgefangen waren, auf ihre Wirkung zu schließen.

So kultivierte Sachs in Kästen hinter Küvetten, die teils Wasser, teils Chininsulfatlösung enthielten, *Tropaeolum majus*, erzielte hinter den mit Chininsulfatlösung gefüllten Küvetten, die die ultravioletten Strahlen absorbierten, geringere Blütenbildung und

[1]) Pfeffer, Pflanzenphysiologie. II. p. 119.

schloß nun aus dem Resultat auf eine Begünstigung der Blütenbildung durch die ultravioletten Strahlen.[1])

Von den vielen pflanzenphysiologischen Arbeiten, die die Wirkung verschiedener Spektralbezirke auf Pflanzen zum Gegenstand haben, ist eine der wichtigsten Pringsheims Arbeit über „Lichtwirkung und Chlorophyllfunktion".[2]) Da der von mir benutzte Apparat eine ähnliche Versuchsanstellung wie die von Pringsheim angewandte gestattete, so lag es nahe, seine Untersuchung über intensive Lichtwirkung verschiedener Spektralbezirke auch auf das Licht der Strahlen von 280 $\mu\mu$ Wellenlänge auszudehnen. Ich will hier nur die wichtigsten Ergebnisse seiner Arbeit wiedergeben, da ich noch im Laufe der Untersuchung näher darauf eingehen muß.

Pringsheim bestrahlte die Pflanzen mit konzentriertem Sonnenlicht. Er wählte als Objekte besonders Algen, Moose und Pflanzenhaare. Die auffälligste Wirkung dieses Lichtes ist die schnelle, völlige Entfärbung des Chlorophyllfarbstoffes. Das gelingt sogar, ohne die Zelle zu töten, doch ist auch der Lichttod sehr bald herbeizuführen. Wird bei Zellen mit Plasmabewegung die Bestrahlung vor dem Lichttod gerade, wenn die Bewegung aufhört, abgebrochen, so kehrt sie in vielen Fällen in ganz normaler Weise früher oder später zurück. Außerdem treten noch Störungen auf, indem die Plasmastränge Knotenbildungen zeigen, zerreißen und der Kern deplaziert wird. Diese Erscheinungen erfolgen in weißen und blauen Sonnenbildern rasch und energisch, in roten bleibt die Wirkung unter gleichen Umständen aus. Ferner zeigt sich, wenn die Versuche in bestimmten Gasen und Gasgemengen ausgeführt werden, daß bei Ausschluß von Sauerstoff in intensiven Sonnenbildern jeder Farbe die nicht grünen und grünen Zellen immun bleiben.[3])

Arbeiten, die sich mit der Wirkung des ultravioletten Lichtes speziell beschäftigen, sind erst in den allerletzten Jahren erschienen.

Jacques Loeb konstatiert, daß die positiv heliotropischen Larven von *Balanus* unter dem Einfluß des Lichtes einer Quecksilberlampe negativ heliotropisch werden, und es auch noch eine Zeit lang bleiben, auch wenn sie darnach einer anderen Lichtquelle, wie diffusem Tageslicht oder Glühlicht ausgesetzt werden.[4])

Die bakterientötende Wirkung des ultravioletten Lichtes wurde von Thiele und Wolf näher untersucht und erwiesen, daß gerade den Strahlen zwischen 265—300 $\mu\mu$ Wellenlänge eine erhebliche bakterizide Wirkung innewohnt.[5]) Diese tödliche Wirkung des Lichtes ist allgemein bekannt. „Das Licht ist das beste,

---

[1]) Sachs, Arbeiten d. bot. Inst. z. Würzburg. 3. p. 372.

[2]) Jahrbücher f. wiss. Botanik. Bd. XII. p. 288.

[3]) Pringsheim, l. c. p. 341.

[4]) Loeb, J., Über die Erregung v. negativem Heliotropismus durch ultraviol. Strahlen. (Arch. f. d. ges. Physiologie. 115. 1906. p. 576.)

[5]) Thiele und Wolf, Über d. Abtötung von Bakterien durch Licht. (Archiv f. Hygiene. 57. 1906. p. 51.)

billigste und am meisten verbreitete bakterizide Mittel, das wir haben", sagt Duclaux[1]).

Auch Hertel hat nachgewiesen, daß wir diese Wirkung besonders den ultravioletten Strahlen verdanken.[2])

Als Ausganspunkt für seine Untersuchungen „Über die Beeinflussung des Organismus durch Licht, speziell durch die chemisch wirksamen Strahlen", wählt er das Licht von 280 $\mu\mu$ Wellenlänge, die charakteristische Magnesiumlinie, „weil sie als die wohl intensivste aller chemisch wirksamen Linien die markantesten Wirkungen versprach.[3])

Von lebenden Organismen bestrahlte er zunächst außer den Bakterien Paramaecien. Zu Beginn der Bestrahlung wurde die Bewegung derselben lebhafter, dann ging dieselbe in eine immer enger werdende Kreisbewegung über, und schließlich kam es zum Stillstand. Bald nach Aufhören der Lokomotion schwoll der Leib, namentlich bei kleinen Infusorien, kugelig an. An den Polenden erschienen größere und kleinere wasserhelle Tröpfchen, und dann zerflossen die Tiere. Bei anderen Arten traten heftige Kontraktionsbewegungen mehr in den Vordergrund. Dieselben Erscheinungen zeigten sich bei Süßwasserpolypen, Rädertierchen, Faden- und Ringelwürmern und Schneckenembryonen. Die Wirkung des Lichtes auf Pflanzenzellen untersuchte er an *Elodea canadensis, Oscillarien* und *Diatomeen*. *Elodea canadensis* zeigte bei Bestrahlung eine Verlangsamung der Plasmaströmung. Nach wenigen Minuten hörte die Bewegung ganz auf.[4]) Die frei beweglichen, stark heliotropischen *Oscillarien* wichen aus dem Strahlenfelde zurück. Nach Aufhören der Bestrahlung wanderten die Fäden wieder in das Beleuchtungsfeld zurück, das ein schwaches, von ultravioletten Strahlen freies Licht hatte. Aber dieses Zurückwandern erfolgte langsamer als das Auswandern. Bei längerer Bestrahlung hörte die phototropische Bewegung ganz auf.[5]) Auch *Diatomeen* stellten ihre Bewegung bei Bestrahlung ein.[6])

Versuchsanordnung.

Die Versuchsanordnung Hertels ist im wesentlichen dieselbe wie bei der mikrophotographischen Einrichtung für ultraviolettes Licht, die mir durch die Königliche Akademie der Wissenschaften in Berlin gütigst zur Verfügung gestellt war. Eine genaue Beschreibung derselben hat Köhler, der dieselbe konstruiert hat, in einer besonderen Abhandlung gegeben.[7]) Die besonderen Vorteile,

[1]) cit. n. Finsen, l. c. p. 9.
[2]) Hertel, Über d. Beeinflussung d. Organismen durch Licht, spez. durch die chemisch wirksamen Strahlen. (Zeitschrift für allg. Physiologie. 4. 1904.)
[3]) Hertel, l. c. p. 5.
[4]) Hertel, l. c. p. 17.
[5]) Hertel, l. c. p. 19.
[6]) Hertel, l. c. p. 19.
[7]) Köhler, Mikrophotographische Untersuchungen mit ultrav. Licht. (Zeitschrift für wissensch. Mikroskopie u. f. mikroskopische Technik. Bd. 21. 1904. p. 129—165 u. 273—304.)

die dieser Apparat bietet, sind erstens die Steigerung des Auflösungsvermögens durch die Anwendung des sehr kurzwelligen Lichtes. Ferner ist damit die Durchlässigkeit der Objekte für ultraviolettes Licht leicht zu prüfen mit Benutzung der Photographie. Zahlreiche im weißen Licht durchsichtige Objekte zeigen nämlich im ultravioletten Licht beträchtliche Unterschiede in der Durchlässigkeit. Drittens ist die physiologische Wirkung der ultravioletten Strahlen auf lebende Objekte bequem zu untersuchen.

In der vorliegenden Arbeit habe ich mich besonders mit der Frage nach der physiologischen Wirkung der ultravioletten Strahlen auf pflanzliche Objekte beschäftigt, hielt es aber für nötig, vor Beginn dieser Untersuchung mich über die Durchlässigkeit der Gewebe, Zellen und Zellelemente zu orientieren. Denn wenn wir wissen, wie die einzelnen Zellelemente das Licht absorbieren, und wie weit bei der Bestrahlung durch die natürliche Lage übereinander — die Zellen werden nur von einer Seite bestrahlt — die oberen Teile geschützt sind, so gelangen wir dadurch zu einer richtigeren Beurteilung der Wirkungen, die durch das ultraviolette Licht in den lebenden Zellen hervorgebracht werden.

Die für die Untersuchung benutzte Köhlersche Einrichtung besteht in der Hauptsache aus zwei Teilen, dem Beleuchtungsapparat und der photographischen Vorrichtung.

Die Magnesiumlinie von 280 $\mu\mu$ Wellenlänge wird dadurch gewonnen, daß das Funkenlicht zweier Magnesiumelektroden spektral zerlegt wird. Zur Gewinnung der Funken wird Gleichstrom von 110 Volt in einen Induktor geleitet, der mit den Elektrodenhaltern verbunden ist. Die Unterbrechung des Stromes wird durch einen Simonschen Flüssigkeitsunterbrecher (eine Abänderung des Wehnelt-Unterbrechers) erzielt.

Sämtliche Linsen und Prismen sind an dem Beleuchtungsapparate aus Quarz, da Glas die ultravioletten Strahlen nur bis 290 $\mu\mu$ Wellenlänge hindurchtreten läßt. Die von dem überspringenden Funken ausgehenden Strahlen werden durch einen Kollimator parallel gemacht und auf die Seitenfläche eines Quarzprismas geworfen. Dann, von einem zweiten Quarzprisma noch einmal gebrochen, fallen sie auf den Kollektor, der sie zu einem etwa zehnmal vergrößerten Bilde des Funkens vereinigt, das auf einem den Strahlen entgegengestellten fluoreszierenden Schirm leuchtend sichtbar wird. Die Strahlen haben durch die beiden Prismen eine Ablenkung von 90° erfahren. Alle diese Teile des Beleuchtungsapparates sind auf einer optischen Bank verschiebbar angebracht. Durch ein unter dem Mikroskop befindliches Prisma werden die ultravioletten Strahlen dann senkrecht nach oben reflektiert. Im Diaphragmenträger des Abbéschen Beleuchtungsapparates liegt eine Uranglasplatte mit eingeätzter Kreislinie, auf der das Funkenbild in die Achse des Mikroskops eingestellt werden kann. Darüber befindet sich ein Kondensator aus Bergkristall, durch den die Strahlen in der Objektebene zu einem Brennpunkte vereinigt werden. Für die Prüfung der Durchlässigkeit der Objekte mit Hilfe der Photographie sind auch Quarz-Objektive und

Okulare anzuwenden. Über dem Mikroskop befindet sich an einer vertikalen drehbaren Eisenstange die verschiebbare Kamera. 3 Quarzobjektive (I. 5,7 mm, n. A. 0,35; II. 2,5 mm, n. A. 0,85; III. 1,7 mm, n. A. 1,25) sind dem Apparat beigegeben. Nach der Wahl des Objektives richtet sich auch bei den Aufnahmen die des Kondensorsystems. Für die schwächsten Monochromate ist das zweilinsige Kondensorsystem anzuwenden, für die stärkeren Monochromate wählte ich nur den dreilinsigen Kondensor. Für die beiden stärkeren Systeme sind abgestimmte Glyzerinimmersionen vorhanden. Als Objektträger dienen senkrecht zur Achse geschliffene Plättchen aus Bergkristall von nur kleinem Formate 25 : 30 mm, die zur bequemeren Hantierung auf die Heidenhainschen Aluminiumobjektträger geschoben werden. Die Deckgläschen sind dünne, kreisrunde Plättchen aus amorphem Quarz von etwa 12 mm Durchmesser.

Auf die Einstellung der Objekte gehe ich später ein.

Bei den Untersuchungen über die physiologische Einwirkung dieser Strahlen auf Pflanzenzellen wurde das Deckgläschen durch ein gewöhnliches aus Glas ersetzt. Bei der Beobachtung ohne andere Beleuchtung zeigt sich dann im Gesichtsfeld an der Stelle, wo die ultravioletten Strahlen das Deckglas treffen, ein gelblicher Fluoreszenzfleck, so daß es leicht möglich ist, das zu bestrahlende Objekt genau in den Brennpunkt der Strahlen zu bringen. Bei allen diesen Untersuchungen benutzte ich nur den zweilinsigen Kondensor.

Die Drähte für den primären Strom wurden an die Klemmschrauben 6 und 8 des Induktoriums angelegt. Durch verstellbare Widerstände konnte die Stromstärke im Primärstrom von 1,5—2,8 Amp. verändert werden. Die Elektroden bestanden aus Magnesiumdraht. Bei Intensitäten von 2 Amp. abwärts benutzte ich als obere Elektrode Magnesiumband, um dadurch das mit schwächeren Intensitäten immer stärker werdende Hin- und Herflackern des Funkens abzuschwächen. Die Elektroden müssen, da besonders das Band schnell abbrennt, oft nachgestellt werden und das unregelmäßig abbrennende Band beschnitten werden. Die Länge des Funkens wird möglichst konstant auf 1 mm gehalten.

Für manche Objekte erwies sich aber die strahlende Energie im Brennpunkte auch der schwächeren Intensitäten als noch zu schädlich. Ich mußte also die Intensität noch weiter herabsetzen. Bei Stromstärken unter 1,4 Amp. sprang der Funken nicht mehr regelmäßig genug über. Für viele Versuche war auch ein größeres Bestrahlungsfeld nötig, als es der Brennpunkt gab. Ich verstellte daher den Kondensor, so daß ich in der Ebene des Objektes ein Bestrahlungsfeld von 1 cm Durchmesser bekam, was mit Hilfe von Fluoreszenzpapier leicht genau herzustellen ist. Dadurch erhalte ich auch zugleich ein Bestrahlungsfeld von viel schwächerer Intensität. Bei allen Versuchen mit einem Bestrahlungsfeld von 1 cm Durchmesser habe ich dies durch die Bemerkung „diffus“ gekennzeichnet.

Das Mikroskop stand mitten auf dem dazugehörigen Tische und war mit der Fußplatte 40 cm vom Kollektor des Beleuchtungs-

apparates entfernt. Neben den Beleuchtungsapparat stellte ich eine Gasglühlichtlampe, so daß ihr Licht an einer Seitenfläche des zweiten Prismas reflektiert zusammen mit den ultravioletten Strahlen in das Mikroskop geworfen wurde. Dadurch ist das Gesichtsfeld gerade genügend erleuchtet, um während der Bestrahlung Veränderungen des Objektes beobachten und Messungen ausführen zu können. Bei Versuchen, die ohne diese Beleuchtung angestellt wurden, ist es besonders vermerkt.

Bei den Untersuchungen, die ich mit intensivem blauen und roten Licht vornahm, folgte ich den genauen Angaben Pringsheims. Das von ihm benutzte Mikroskop, das im Besitz des pflanzenphysiologischen Institutes der Universität ist, wurde mir von Herrn Geheimrat Kny gütigst zur Verfügung gestellt.

Ein großer Spiegel am Fuße dieses Mikroskopes wirft das Licht auf eine umfangreiche Linse, und von dieser wird es in der Objektebene zu einem Brennpunkt vereinigt. Pringsheim stellte seine Versuche mit Sonnenlicht an. Ich benutzte elektrisches Bogenlicht. Die Mitte des Mikroskopspiegels war dabei von den Kohlenspitzen 25 cm entfernt. Der Objekttisch des Mikroskopes ist in vertikaler Richtung beweglich zur Einstellung des Objektes in den Brennpunkt. Zur Herstellung farbigen intensiven Lichtes benutzte ich rotes und blaues Glas. Das Spektrum der von den Gläsern durchgelassenen Strahlen stimmte mit dem roten genau und bei dem blauen beinahe mit den von Pringsheim bezeichneten Spektren γ und x überein.[1]) Beim Spektrum des blauen Glases zeigten sich noch einige rote Linien. Für die Versuche mit Gasen benutzte ich dieselben Gaskammern wie Pringsheim sie anwendete.[2]) Statt des Deckglases in dem Deckel des Metallkastens kittete ich ein Quarzglas auf für Vergleichsversuche mit ultraviolettem Licht. Um die bei der großen Nähe des Bogenlichtes auftretenden Wärmestrahlen zu absorbieren, stellte ich zwischen Mikroskop und Bogenlampe eine Küvette, durch die während der Versuche ein Strom kühlen Wassers ständig lief.

Für die Untersuchung der Wirkung des ultravioletten Lichtes auf das Wachstum von *Mucor* benutzte ich Gaskammern, wie Lopriore sie in seiner Arbeit über den Einfluß der Kohlensäure auf das Protoplasma beschreibt.[3]) Es sind Messingdosen mit Glasböden und Metalldeckel, dessen Mitte ein Deckglas einnimmt. Diese Gaskammern gestatten leicht, während der Bestrahlung den Glasdeckel durch einen Quarzdeckel zu ersetzen. Bei weiterer Beobachtung der Pilzhyphen in den Kammern konnten letztere dann wieder mit dem Glasdeckel verschlossen werden.

Die Energiemengen der verschiedenen Spektralbezirke sind nur durch thermoelektrische Messungen miteinander zu vergleichen. Um aber wenigstens für das ultraviolette Licht von dem Verhältnis der Wirkung der vielen verschiedenen Intensitäten eine bessere

---

[1]) Jahrbuch für wissensch. Botanik. Bd. 12. Tafel 26.
[2]) Pringsheim, l. c. p. 320.
[3]) Jahrbuch f. w. Botanik. Bd. 28. p. 590.

Vorstellung zu bekommen, habe ich die Wirkung der am meisten benutzten Intensitäten vermittelst der Farbenveränderung, die sie auf Bromsilber hervorrufen, verglichen. Als Grundlage für die Anstellung der Versuche diente der Infallible-Expositionsmesser von Wynnes, den ich aber nicht in dieser Form für meine Messungen benutzen konnte, da derselbe hinter Glas montiert ist.

Neben ein viereckiges Loch von 5 mm Seitenlänge einer dünnen schwarzen Papptafel klebte ich die beiden Normalpapiere des Expositionsmessers und brachte an der anderen Seite des Pappdeckels drehbar das lichtempfindliche Papier an. Dann wurde das Papier in der Objektebene im dunklen Zimmer der Bestrahlung ausgesetzt. In der folgenden Tabelle sind die Zeiten zusammengestellt, bei denen das Bromsilberpapier bei Stromstärken von 2,4, 2 und 1,7 Amp. im Primärstrom die Färbung des dunklen Normalpapiers erreicht hatte.

Ampère im Primärstrom	2,4	2	1,7
Brennpunkt	25″	47″	2′ 25″
diffus Strahlenfeld 1 cm Drchm.	4′ 50″	9′ 50″	31′

Ein Vergleich der Wirkung sichtbaren Lichtes mit der des ultravioletten durch diese Messungen ist nicht zulässig.

Die Durchlässigkeit der Pflanzenzellen und der Zellelemente für Licht von 280 $\mu\mu$ Wellenlänge.

Wie schon erwähnt, werden diese Untersuchungen mit Hilfe der Photographie ausgeführt, da unser Auge die ultravioletten Strahlen nicht wahrnimmt, die photographische Platte aber gerade gegen diese Strahlen sehr empfindlich ist.

„In sehr vielen Fällen ist die Durchlässigkeit der einzelnen Teile des Präparates im ultravioletten Licht ganz anders abgestuft wie im sichtbaren Licht. Dann treten noch weitere Verschiedenheiten auf, die analog sind den Unterschieden zwischen gefärbten und ungefärbten Präparaten.“[1])

Seinen Untersuchungen hat Köhler auch mehrere Aufnahmen meist von pflanzlichen Objekten beigegeben, die das oben Gesagte illustrieren.

Die Aufnahmen zeigen auf den ersten Blick für Holz, Kork und Kutikula vollkommene Undurchlässigkeit im ultravioletten Licht. Cyanophyceen zeigen hier sehr deutlich die dem Chromatophor eingelagerten Körner. Da die Absorption der Strahlen um so stärker ist, je kürzer die Wellen der angewandten Strahlen

[1]) Köhler, l. c. p. 297.

sind, so absorbieren im weißen Licht noch gut durchlässige Objekte vom ultravioletten Lichte schon mehr und heben sich daher stärker auf der Platte ab. Kleine Unterschiede in der Durchlässigkeit im weißen Licht werden im ultravioletten Licht stärker. Die Anwendung des kurzwelligen Lichtes, wodurch auf den Photogrammen die deutliche Differenzierung von einzelnen Gewebepartien und Zellelementen erzielt wird, kann aber zuweilen auch nachteilig werden insofern, als Elemente, die im weißen Licht noch deutliche Strukturen zeigen, für das Licht von 280 $\mu\mu$ Wellenlänge wegen der stärkeren Absorption dieser Strahlen völlig undurchlässig und strukturlos sind. Dies tritt deutlich hervor, wenn wir die Bilder der mit weißem und ultraviolettem Licht aufgenommenen Endodermiszelle von *Iris germanica,* Tafel I, Figur 3 und 4 vergleichen.

Vor der Erläuterung der einzelnen Photographien will ich auf die Einstellung der Objekte für die Aufnahme noch näher eingehen.

Die Einstellung durch einfache Beobachtung ist nicht möglich, da die durchfallenden ultravioletten Strahlen kein Bild in unserm Auge ergeben. Eine Einstellung auf einer fluoreszierenden, die Mattscheibe der Kamera vertretenden Platte ist wegen der schwachen Helligkeit des Fluoreszenzlichtes auch nicht zu erzielen. Köhler hat daher ein künstliches Auge für die Strahlen in dem sogenannten Sucher konstruiert, der aus einer Linsenkombination aus Quarz, die das abbildende System des Auges vertritt, und aus einer fluoreszierenden Platte, die die Netzhaut vorstellt, besteht. Dieses künstliche Auge wird über das Okular gebracht und das Bild, das auf der fluoreszierenden Platte zustande kommt, beobachtet.

Das Bild, das durch die Fluoreszenz des vom ultravioletten Licht getroffenen Objektes hervorgebracht wird, wird durch eine Vorrichtung in dem Sucher abgeblendet, so daß nur das vom durchfallenden ultravioletten Licht entstandene Bild auf der Platte zu sehen ist. Dieses Bild zeigt aber ein gewisses Korn, weil das erregende Licht stets eine endliche, wenn auch nur kleine Strecke in die Platte eindringt, ehe es vollständig absorbiert wird. Das Bild auf der Uranglasplatte zeigt also keine große Klarheit, reicht aber aus zur Orientierung über die Durchlässigkeit gröberer Gewebeteile. Jedoch hat Köhler noch ein geeigneteres Verfahren angegeben.[1])

Die Einstellung wird darnach mit monochromatischem Licht vorgenommen. Das Präparat wird mit Natriumlicht zur Einstellung beleuchtet. Das Licht wird von einem Bunsenbrenner geliefert, der zwischen Mikroskop und Beleuchtungsapparat steht, und in dessen Flamme ein mit geschmolzenem Natriumsalz getränkter Bimssteinstreifen hineinragt. Der Wechsel zwischen Beleuchtung mit Natrium- und ultraviolettem Licht vollzieht sich so sehr rasch und bequem. Obgleich das Auflösungsvermögen der Objektive bei

[1]) Köhler, Swingles Einstellungsverfahren für die Mikrophotographie mit u.-v. Licht. (Zeitschr. f. wissensch. Mikroskopie u. Technik. Bd. 24. Heft 4. p. 363.)

der Beleuchtung mit Natriumlicht verhältnismäßig sehr gering ist, so erlaubt doch diese Methode eine genauere Einstellung als die mit dem Sucher. Die Fokusdifferenz wird dann durch Verstellen der mit einer Teilung versehenen Mikrometerschraube ausgeglichen, indem der Betrag, um den die Einstellung geändert werden muß, an einem geeigneten Objekt mit dem Sucher bestimmt wird. Dieser Betrag ist für die drei Objektive und für Beobachter von verschiedener Sehweite verschieden.

Die Einstellung mit sichtbarem Licht wird nun aber unbedingt notwendig bei der Aufnahme, wenn es sich um lebende Organismen handelt. Viele der mikroskopischen lebenden Objekte sind so empfindlich, daß sie eine Beleuchtung mit ultraviolettem Licht für die Einstellung selbst auf wenige Sekunden nicht ohne Schädigung und Vernichtung ihrer Form und Organisation ertragen können. Treten doch in ganz jungen *Tradescantia*-Zellen schon nach 30 Sekunden Bestrahlung Vakuolen auf. Zur scharfen Einstellung mit dem nicht gerade hellen Fluoreszenzbilde würde man aber doch immerhin längere Zeit benötigen.

Auch die Reizung der Objekte durch die ultravioletten Strahlen bei der Aufnahme selbst ist auf ein möglichst geringes Maß zu beschränken. Und doch kommt es häufig vor, daß bewegliche Objekte, wie Oscillarien, Schwärmsporen u. s. w., auch wenn sie vorher in Ruhe gelegen haben, während der Exposition durch die Reizung der Strahlen ihre Lage verändern und die Aufnahme mißglücken lassen. Um diese Objekte möglichst in Ruhe zu halten, wird das Wasser unter dem Deckplättchen soweit abgesaugt, daß es fest aufliegt. Das wenige Wasser verdunstet aber wiederum sehr schnell, was noch durch die beim Einstellen von der nahen Bunsenflamme ausgestrahlte Wärme befördert wird. Um das zu verhindern, umgab ich den Rand des Deckgläschens mit Vaseline. Die Fäden von *Spirogyra* legte ich fest, indem ich sie möglichst straff zog und außerhalb der Deckgläser mit Vaseline befestigte. Besonders für das Objektiv III 1,7 mm, n. A. 1,25 ist das Festlegen der Objekte nötig, da es eine sehr kurze Brennweite besitzt, so daß beim Senken des Tubus für die Einstellung mit dem ultravioletten Licht nach der mit Natriumlicht, die Frontlinse dem Deckgläschen meist dicht anliegt und einen Druck auf dasselbe ausübt. Der geringe Druck kann aber leicht das Objekt aus der Mitte des kleinen Gesichtsfeldes dieses Objektivs herausbringen. Dies ist um so unangenehmer, als bei lebenden Objekten doch nach dem Einstellen mit Natriumlicht eine Kontrolle mit dem Sucher nicht mehr vorgenommen werden darf. Bei nicht so empfindlichen oder toten Objekten ist dagegen mit dem Sucher noch kurz vor der Aufnahme die Einstellung, genügende Abblendung und Zentrierung der Strahlen zu prüfen. Für den Beleuchtungsfunken bei den Aufnahmen wählte ich eine Stromstärke von 2,6 Amp. im primären Stromkreis.

Im folgenden wollen wir auf die Ergebnisse der Untersuchungen eingehen und zunächst die Durchlässigkeit der pflanzlichen Gewebe für das Licht von 280 $\mu\mu$ Wellenlänge näher betrachten.

Querschnitte durch den Stamm von *Quercus sessiliflora* und *Pinus silvestris* zeigen im ultravioletten Licht die Mittellamellen aller Zellen als dunkle, undurchlässige Linien. Die Wandverdickungen, die für weißes Licht völlig durchlässig sind, erscheinen dunkler im Licht der Magnesiumlinie. Die inneren Grenzhäutchen der Zellen absorbieren dann das kurzwellige Licht wieder fast vollständig. Auch die Markstrahlen zeigen in diesem Licht ihre Mittellamellen als feine dunkle Linie.

Auf den Querschnitt durch einen Zentralzylinder aus der Wurzel von *Iris germanica* kommt die strahlige Anordnung des Leptoms und Hadroms im ultravioletten Bilde gut zum Ausdruck (Fig. 1, Taf. I). Alle Elemente der Endodermis sind viel undurchlässiger als die benachbarten Teile. Rindenparenchym, Phloem und Perikambium lassen dagegen das ultraviolette Licht sehr gut durch. Die äußeren und radiären Wände der Durchlaßzellen sind wie die Zellwände der andern Endodermiszellen undurchlässig. Ihre innere tangentiale Wand absorbiert aber das Licht nicht so stark. Im weißen Licht zeigen sich diese erheblichen Unterschiede auf dem Querschnittsbilde nicht (Fig. 2, Taf. I). Die Lamellierung in den starken Wandverdickungen einer Endodermiszelle des vorigen Präparats erscheint im weißen Licht (Fig. 4, Taf. I) viel deutlicher als im ultravioletten Licht (Fig. 3, Taf. I). In der Nähe der Mittellamelle ist hier die Wandverdickung vollkommen undurchlässig, während im weißen Licht die Lamellierung bis dicht an die Mittellamelle zu sehen ist. Im ultravioletten Licht tritt die innere Grenzhaut der Endodermiszellen deutlich hervor, und die Außenwände der Endodermis sind gegen die benachbarten durchlässigen Gewebe scharf abgegrenzt. Im weißen Licht sind die Wände aller Gewebeteile gleichmäßig durchlässig.

Auch auf dem Bilde eines Querschnitts durch einen jungen Zweig von *Plectranthus* bemerken wir eine sehr deutliche Differenzierung der verschiedenen Gewebe im ultravioletten Licht (Fig. 5, Taf. I). Die Epidermisschichten, Auswüchse derselben und auch die anstoßenden Korkschichten sind sehr undurchlässig. Die jüngeren Korkschichten, Phellogen, Collenchym und Parenchym lassen dann das Licht verhältnismäßig gut durch, ebenso wie Phloëm und Kambium; die Bastgruppen und der Holzteil absorbieren das Licht wieder sehr stark. Im weißen Licht ist der Gegensatz in der Durchlässigkeit der älteren und jüngeren Korkschichten nicht so stark, es zeigen sich hier nur die Epidermisschichten sehr undurchlässig. Die Undurchlässigkeit der Bastzellen für das kurzwellige Licht zeigt uns auch das Querschnittsbild einer Bastgruppe aus einem Zweig von *Sambucus nigra* (Fig. 1, Taf. II). Die Abstufung in der Durchlässigkeit einerseits zwischen Mittellamellen und Wandverdickungen, andrerseits zwischen Bastzellen und den benachbarten Geweben ist gut zu erkennen.

Querschnitte durch das Kollenchym von *Sambucus* und *Impatiens parviflora* lassen die Lamellen der Kollenchymzellwände und die inneren Grenzhäutchen viel deutlicher als im weißen Licht erkennen.

Die abgezogene Epidermis z. B. eines *Ficus*-Blattes und ebenso die Kutikula auf dünnen Querschnitten von *Ficus*-Blättern und dem Stengel von *Impatiens* erweisen sich als fast völlig undurchlässig für die Strahlen von 280 $\mu\mu$ Wellenlänge. Strahlen mit nicht viel größerer Wellenlänge dürften bei ihrer Absorption durch die pflanzlichen Gewebe dieselben Verhältnisse zeigen. Der Teil dieser Strahlen des Sonnenlichts, der von ihnen auf die Erde gelangt, dringt aber, wie wir sehen, in Pflanzenteile mit starker Kutikula oder Korkschicht nicht ein. Ich glaube demnach, daß wir in diesen Hautschichten ein wirksames Schutzmittel der Pflanzen gegen die schädigenden ultravioletten Strahlen des Sonnenlichts zu sehen haben. Besonders bei den tropischen Pflanzen, die sehr hellem Sonnenlicht ausgesetzt sind, finden sich stark entwickelte Kutikulae oder stark verdickte kutinisierte Epidermiswände häufig. Natürlich ist dabei nicht vergessen, daß diese Hautschichten auch noch anderen biologischen Zwecken dienen, eine im Pflanzenreich nicht seltene Erscheinung. Auch Wiesner hebt unter den zahlreichen, höchst mannigfaltigen Einrichtungen der Pflanzen zum Schutz des Chlorophylls gegen intensives Licht die schützende Wirkung des Oberhautgewebes hervor.[1]) Sie besteht nach ihm besonders darin, daß die kutinisierte Oberhaut das Licht reichlich reflektiert. Er erinnert daran, daß die ausdauernden Blätter der wintergrünen Nadel- und Laubbäume, die mehrere Vegetationsperioden hindurch dem Licht ausgesetzt sind, mit einer stark glänzenden Oberhaut versehen sind. Außerdem wirkt nun die Kutikula, nach den Photogrammen zu urteilen, wie ein Lichtfilter, das die langwelligen Strahlen leicht passieren läßt, die ultravioletten aber zurückhält. Wenn wir nun daran denken, daß, wie aus Pringsheims Arbeit hervorgeht, das intensive weiße Licht besonders den Chlorophyllfarbstoff angreift, die ultravioletten Strahlen aber, wie meine Versuche ergeben, vor allem die protoplasmatische Substanz, so bin ich zu der Auffassung geneigt, daß die Abschwächung der Lichtintensität durch Reflexion an der Oberhaut dem Schutz des Chlorophylls dient, daß aber in der Elimination der ultravioletten Strahlen durch Absorption hauptsächlich eine Schutzeinrichtung für das Plasma zu sehen ist.

Im folgenden wollen wir nun die Durchlässigkeit einzelner lebenden Pflanzenzellen und ihrer Zellelemente betrachten.

Zur Photographie des Kerns mit ultraviolettem Licht wählte ich junge Zellen der Filamenthaare von *Tradescantia virg.* Bei allen Aufnahmen fällt uns zunächst die starke Undurchlässigkeit der Kernsubstanz für das ultraviolette Licht ins Auge. Dieselbe wird in allen Teilungsstadien beibehalten. Im Netzstadium läßt das mit ultraviolettem Licht aufgenommene Bild zahlreiche dunklere Stellen im Kern unterscheiden. In einem weiteren Stadium sehen wir dann in der Mitte des Kerns längliche undurchlässige Streifen, Stücke des Kernfadens, die im optischen Querschnitt von einem

[1]) Wiesner, Festschrift zur Feier des 25jährigen Bestehens der zool. bot. Gesellschaft. Wien 1876. p. 40—42.

perlschnurartigen Faden umgeben sind (Fig. 6, Taf. I). Derselbe zeigt abwechselnd breite dunklere und schmale hellere Stellen. Auch die einzelnen Chromosomen erweisen sich gleich den ruhenden Kernen als sehr undurchlässig. Nach Trennung der Tochterkerne zeigt sich von einem Kern zum anderen ziehend eine dunklere Plasmamasse, die häufig zwischen den Kernen eingeschnürt erscheint (Fig. 7, Taf. I). Němec hat derartige bipolare homogene Plasmaansammlungen um die Kerne in den Wurzelspitzen von *Vicia Faba*-Keimlingen beobachtet[1]). Die längere Achse dieser hyalinen Periplaste, sagt er, stimmt immer mit der Achse der Kernteilungsfigur überein[2]). Dieselben unterscheiden sich auch bei der Anwendung des Flemmingschen Dreifärbungsverfahrens von dem umgebenden Trophoplasma[3]).

Die dichten Plasmamassen, die sich nun zwischen den Kernen gesammelt haben, sind verhältnismäßig sehr undurchlässig für das Licht von 280 $\mu\mu$, während sie im weißen Licht nicht besonders hervortreten (Fig. 8, Taf. II). Die neugebildete Quermembran erscheint dann im ultravioletten Licht als feine dunkle Linie (Fig. 2, Taf. II). Auf diesem Bilde zeigen einige Chromosomen des oberen Kerns deutlich eine hellere Mittellinie.

Das Bild eines Kerns im Asterstadium, das Köhler in seiner schon erwähnten Abhandlung in Figur 6 darstellt, zeigt uns die vollkommene Undurchlässigkeit der Kernsubstanz für das ultraviolette Licht am fixierten Material, während auch dort das Plasma viel durchlässiger ist. Wir finden also denselben Unterschied wieder wie bei den eben besprochenen Aufnahmen von lebenden *Tradescantia*-Haarzellen.

Der Umstand, daß bei der Beobachtung im weißen Licht die Chromosomen dieser Haarzellen nicht sehr scharf und deutlich hervortreten und während des Teilungsprozesses ihre Form häufig zu ändern scheinen, veranlaßte A. Fischer zu der Annahme, daß sie in der lebenden Zelle garnicht die festen Körperchen sind, als die sie uns nach der Fixierung erscheinen[4]). Die Aufnahmen mit ultraviolettem Licht zeigen aber, daß die lebenden Chromosomen der *Tradescantia*-Zellen von viel konsistenterer Beschaffenheit sind als das umgebende Plasma und lebend auch dieselbe Form haben, die wir im fixierten Zustande an ihnen beobachten können.

Zur Untersuchung der Chlorophyllkörper wählte ich *Spirogyra*- und Farnprothallien.

Zellen von Farnprothallien zeigen bei schwacher Vergrößerung im ultravioletten Licht ungefähr dasselbe Bild wie im weißen Licht. Die Stärkekörner treten im ersteren Fall aber deutlicher hervor, und außerdem sind manche Chlorophyllkörner von einem verhältnismäßig breiten Rand umgeben. In dem stark vergrößerten Bilde Fig. 3,

---

[1]) Němec, Physiologie der Kern- und Zellteilung. (Bot. Zentralblatt. 77. p. 244.)
[2]) Němec, l. c. p. 246.
[3]) Strasburger, Über Reduktionsteilung, Spindelbildung, Centrosomen und Zilienbildner im Pflanzenreich. p. 114.
[4]) Fischer, A., Protoplasma. p. 69.

Taf. II ist derselbe bei fast allen Chlorophyllkörnern deutlich zu erkennen und erscheint zuweilen gekammert, ein Strukturgebilde, das bisher völlig unbekannt war.

Eine Aufnahme einer *Spirogyra*-Zelle im Licht von 280 $\mu\mu$ Wellenlänge zeigt die Bänder in der Mitte gut durchlässig. Die Auszackungen sind ein wenig dunkler. Die Pyrenoide heben sich auf den Bändern sehr gut ab. Stark vergrößert zeigen die Bilder der Pyrenoide im ultravioletten Licht eine dunkle Umrißlinie. Durch unregelmäßig verlaufende dunkle Streifen erscheinen sie im optischen Querschnitt in mehrere hellere Fächer geteilt.

Aufnahmen von Stärkekörnern der Kartoffel mit ultraviolettem Licht zeigen außer der konzentrischen Schichtung eine vom Kern ausgehende radiäre Streifung (Fig. 4, Taf. II). Dieselbe ist bei fast allen Aufnahmen wahrzunehmen, doch ist sie stets nur sehr schwach. In der Nähe der Längsachse ist sie am stärksten. Die einzelnen Streifen schneiden die konzentrischen Schichten senkrecht als orthogonale Trajektoren.

An in heißem Wasser gequollenen Stärkekörnern von Arrowroot konnte Bütschli ebenfalls radiäre Streifung beobachten. Dieselbe geht aber nicht durch mehrere Schichten hindurch, sondern die Radiärbälkchen der aufeinander folgenden Schichten alternieren[1]).

Die physiologische Wirkung der Strahlen von 280 $\mu\mu$ Wellenlänge.

Eine jede Pflanze wird durch zu hohe Lichtintensität benachteiligt und bei weiterer Steigerung derselben getötet. Nach den eingehenden Untersuchungen Pringsheims über die Wirkung intensiven Lichts auf Pflanzenzellen wirken die stärker brechbaren Strahlen des Sonnenlichts am intensivsten; dagegen ist die schädigende Wirkung der rot-gelben Spektralhälfte auf die Pflanzenzelle bedeutend geringer. Aus Hertels Arbeiten geht nun hervor, daß die physiologische Wirksamkelt von strahlender Energie auf Organismen vor allen Dingen von dem Absorptionsvermögen der Organismen für diese Strahlen abhängig ist.[2]) Früher hatte sich die Vorstellung entwickelt, sagt Ostwald, daß die kurzwelligen Strahlen die eigentlich „chemischen" seien, weil die auffallendsten Wirkungen des Lichts an solchen Stoffen beobachtet worden sind, deren chemisches Absorptionsgebiet im Blau, Violett und darüber hinaus liegt. Die späteren Forschungen haben gezeigt, daß chemische Wirkungen von allen Strahlen des sichtbaren und unsichtbaren Spektrums ausgeübt werden können, und daß es nur von der Natur der Stoffe abhängt, welche Strahlen als chemisch wirksam zur Geltung kommen. Vorwiegend unter den gefärbten Stoffen haben wir die für die sichtbaren Strahlen empfindlichen zu suchen.[3])

---

[1]) Bütschli, Über den feineren Bau der Stärkekörner. (Verhandlungen des naturf. med. Vereins zu Heidelberg. N. F. Bd. V. Heft 1. p. 88.)

[2]) Hertel, Über die physiol. Wirkung v. Strahlen versch. Wellenlänge. (Zeitschrift f. allg. Physiologie. Bd. 5. 1905. p. 108.)

[3]) Ostwald, Allgemeine Chemie. p. 498.

Hertel stellte auch fest, daß die Absorption der strahlenden Energie durch lebendes Gewebe mit der Zunahme der Wellenlänge der verwendeten Strahlen abnimmt.[1]) Seine Versuche zeigen dann auch eine starke Steigerung der schädigenden Wirkung für Licht der Magnesiumlinie von 280 $\mu\mu$ gegenüber dem sichtbaren Licht.

Bei den nun folgenden Untersuchungen über die Wirkung der Strahlen von 280 $\mu\mu$ Wellenlänge auf die Pflanzenzelle wollen wir uns zunächst mit der Beeinflussung der Protoplasmaströmung durch diese Strahlen beschäftigen.

Die Plasmaströmung in den Zellen der Staubfadenhaare von *Tradescantia virginica.*

Die Plasmaströmung ist wie die anderen Lebensfunktionen des Plasma von den Außenbedingungen abhängig. Es ist bekannt, daß durch hohe und niedere Temperatur, Veränderung des Wassergehalts, O-Entziehung, Einwirkung von Gasen und Chemikalien Störungen in der Plasmabewegung hervorgerufen werden. Auch das Licht übt auf die Plasmaströmung einen gewissen Einfluß aus. Die Reizwirkung des Lichts kann in einer Verzögerung, oder bei manchen Objekten auch in einer Hervorrufung der Bewegungen des Plasmas bestehen. Durch längere Verdunklung wird die Plasmaströmung nicht sistiert, das Licht ist also nicht notwendig, um eine schon vorhandene Strömung zu erhalten. Nach den Untersuchungen Jösings sind die Lichtstrahlen aber noch insofern von Bedeutung für die Plasmaströmung, als die stärker brechbaren Strahlen des weißen Lichts bei ätherisierten Objekten die Erhaltung der Strömung verursachen.[2]) Eine schädigende Wirkung besonders der roten Strahlen des Sonnenlichts hatten Borskow und Luerßen erzielt.[3]) Pfeffer aber macht in Bezug auf diese Angaben darauf aufmerksam, daß die Schädigung sich hier wohl durch die ansehnlichere Wärmewirkung der schwächer brechbaren Spektralhälfte erklärt.[4]) Dem konzentrierten Sonnenlicht ist, wie Pringsheims Versuche lehren, eine sehr schädigende und tödliche Wirkung auf das Protoplasma der Pflanzenzellen zuzusprechen, und zwar geht diese im wesentlichen von den stärker brechbaren Strahlen aus. Die Plasmaströmung bei *Nitella*, *Spirogyra* und *Tradescantia* hat er in wenigen Minuten durch das konz. blaue Licht sistieren können. Die Röntgenstrahlen üben, wie Seckt anführt, einen entschieden förderlichen Einfluß auf die Plasmaströmung aus.[5]) Zu dem gleichen Ergebnis war auch Lopriore schon vorher gekommen.[6])

---

[1]) Hertel, l. c. p. 111.

[2]) Jösing, Die Abhängigkeit der Protoplasmaströmung vom Licht. (Jahrb. f. wissensch. Botanik. Bd. 36. p. 209.)

[3]) Luerßen, Inauguraldissertation. Bremen 1868. — Borsko, Bot. Zeitung. 1868. p. 636.)

[4]) Pfeffer, II. 779.

[5]) Seckt, Über den Einfluß der X-Strahlen auf den pflanzlichen Organismus. (Bericht der deutsch-botanischen Gesellschaft. 20. p. 90.)

[6]) Cit. n. Seckt, p. 90.

Für das ultraviolette Licht von 280 $\mu\mu$ Wellenlänge beobachtete Hertel, wie schon oben bemerkt, eine deutliche Verlangsamung der Plasmaströmung in den Blattzellen von *Elodea canadensis*. „In den Randpartien des bestrahlten Blättchens hörte die Bewegung zuerst auf. Je näher die Zellen der Mittelrippe lagen, desto später trat die Wirkung auf. Unterbrach er den Strom sofort nach Eintritt des Stillstandes, so konnte er ganz gut nach einiger Zeit den Wiederbeginn der Strömung konstatieren. Ließ er den Strom länger einwirken, so hat er niemals in den bestrahlten Zellen wieder deutliche Strömung gesehen.“[1])

Zur Untersuchung wählte ich zuerst die Staubfadenhaare von *Tradescantia virginica*. Die Filamente wurden von den Antheren befreit, auf dem Quarzobjektträger in einen Tropfen Wasser gebracht und dann exponiert. Auf dem Objektträger bleibt die Plasmaströmung in den Haarzellen unter normalen konstanten Verhältnissen über 24 Stunden erhalten. Das ultraviolette Licht von 280 $\mu\mu$ Wellenlänge übt nun einen entschieden hemmenden Einfluß auf die Bewegung des Protoplasmas aus. Wegen der kurzen Wellenlänge des Lichts wird ein großer Teil der auffallenden Strahlen durch die untere Zellwand und die Plasmaschichten, die zuerst getroffen werden, absorbiert, und besonders in den älteren Zellen mit stärkerem Querdurchmesser werden dadurch die oberen Plasmamassen der Zelle durch die unteren ein wenig geschützt. Auch die Kutikula der älteren größeren Zellen ist stärker als in den jüngeren und läßt somit das ultraviolette Licht weniger hindurch. Daher tritt bei den großen Haarzellen die Wirkung später ein als bei den zartwandigen kleinen Zellen. Um nun für verschiedene Größe der Haarzellen die Sistierungszeiten festzustellen, teilte ich die Filamenthaare in fünf Altersstufen ein. Die Haare der ersten Stufe sind den ganz jungen Knospen entnommen, die der fünften der eben aufbrechenden Knospe. Die Filamenthaare verschiedenen Alters sind aber auch sonst leicht zu unterscheiden.

Altersstufe I. An den Spitzen der Haare ist häufig noch Zellteilung zu beobachten. An den Quermembranen der Zellen noch keine Einschnürung.

II. Zellen an den Quermembranen eingeschnürt, rundlich. Länge der Zellen in der Mitte der Haare 80—100 μ.

III. Filamenthaare und Blumenblätter rein weiß. Zellenlänge in der Mitte der Haare 150 μ.

IV. Filamenthaare weiß. Blumenblätter zeigen schwach violetten Ton. Zellenlänge 200—250 μ.

V. Knospe sich eben öffnend. Haare blau-violett. Zellenlänge 250 μ.

Zur Bestrahlung wurden nur Zellen aus der Mitte der Haare gewählt zum bessern Vergleich der Widerstandsfähigkeit der verschieden alten Haarzellen; auch würden die sehr langen Grundzellen der Haare 5 nicht mehr mit allen Teilen im Brennpunkt

---

[1]) Hertel, l. c. p. 17.

der Strahlen liegen, und so würde nur ein Teil der Zelle besonders geschädigt werden.

Bestrahlungen, die Sistierung der Plasmaströmung bewirken, verändern auch zugleich die Plasmastruktur in der Zelle. Doch wollen wir von den Desorganisationserscheinungen zunächst absehen. Die Bestrahlung wurde abgebrochen, sobald mit Zeiß F keine regelmäßige Vorwärtsbewegung, sondern nur Hin- und Hertanzen der Körnchen beobachtet wurde.

In folgender Tabelle sind für die Haarzellen von *Tradescantia virginica* die Sistierungszeiten bei einigen Intensitäten zusammengestellt. Links stehen die Anzahl der Ampère im primären Strom angegeben, die römischen Ziffern zeigen die Altersstufe, die arabischen Ziffern die Sistierungszeiten an.

	I	II	III	IV	V
2,5 Amp.	30″	1′	1′	2′	2½′
2,1 „	1′	2′	2½′	3½′	4¼′
1,7 „	1½′	2½′	4′	6¾′	8′
1,6 „	2′	3½′	5½′	7¼′	10′
1,5 „	2½′	4′	6¼′	9′	13′

Aus dieser Tabelle geht deutlich hervor, daß das ultraviolette Licht außerordentlich schnell schädigend auf das Plasma der Haarzellen einwirkt. Auch die gefärbten blauen Zellen V werden leicht von den Strahlen geschädigt, und sie zeigen sich gegenüber den weißen Zellen nicht widerstandsfähiger als ihrem Alter entspricht. Als Schutzmittel gegen die ultravioletten Strahlen kommt die Farbe hier also nicht in Betracht.

Wählte ich gleichgroße weiße und blaue Haarzellen zur Bestrahlung, so zeigten die Sistierungszeiten fast keine Unterschiede. Bei Anwendung schwächerer Intensitäten wird die Wirkung der Strahlen auf die Haarzellen sehr schnell bedeutend schwächer. Selbst nach 60 Minuten macht sich in der Plasmaströmung der Zellen V bei einer Bestrahlung mit 2,1 Amp. diffus keine Störung geltend, während die jungen Zellen I dadurch schon in 15 Minuten wieder merklich geschädigt werden. Eine Wiederaufnahme der Plasmaströmung habe ich, auch wenn die Bestrahlung sofort nach der Sistierung abgebrochen wurde, niemals beobachtet. Schon vor der Sistierung der Strömung treten unter der Strahlenwirkung Formveränderungen des beweglichen Protoplasmas auf, die dann schnell so erheblich werden, daß die Zellen nach der Bestrahlung, die den Stillstand der Bewegung herbeiführte, auch sehr bald zu Grunde gehen.

Unter dem Einfluß der Strahlen spannen sich die Plasmastränge zunächst straff und werden dünner. Die auf den schwächeren Strängen sich bewegenden Körner werden von dem Plasma fest umspannt, so daß die Stränge wie bewegliche Perlenketten erscheinen. Breitere Stränge, auf denen zwei entgegensetzte Strömungsrichtungen nebeneinander zu erkennen sind, gehen in zwei

dünne, nebeneinanderliegende Plasmastränge auseinander. Beim Auseinandergehen der Stränge spannt sich an manchen Stellen das Plasma als breites Band von einem Strang zum andern. An vielen Stellen der Stränge bilden sich knotige Plasmaanschwellungen, während die Stränge zwischen den Plasmaknoten immer dünner werden. Besonders auf den breiteren Strängen werden verhältnismäßig große Massen des Plasmas zusammengedrängt, die sich in Spindelform zunächst sehr langsam auf dem gespannten viel dünneren Strang vorwärtsschieben. Schließlich nehmen sie ganz regelmäßige Kugelform an und bewegen sich nun äußerst langsam, meist ruckweise auf dem dünnen Strang als weiße körnige Scheibe fort, wobei die schneller strömenden kleinen Plasmakörnchen über sie hinweggleiten. Zuweilen gleiten sie auch an dem Strang entlang und werden dann durch die Bewegung der noch auf dem Strang strömenden Massen in Drehung versetzt, so daß sie an ihm wie an einer Tangente entlang zu rollen scheinen. Dann zerreißen die Stränge an den dünnsten Stellen; die Plasmaknoten, Kugeln und feinkörnigen Massen verschmelzen zum Teil mit dem protoplasmatischen Wandbelag, zum Teil fluten sie dem Kern zu, der nun von fein- und grobkörnigen Plasmamassen dicht umlagert ist. Wenn einige der zum Kern führenden Stränge zerfallen sind, wird er von den noch bestehenden meist sofort an die Wand gezogen. Nachdem das Plasmanetz nun zerfallen, sich in den Wandbeleg oder an den Kern zurückgezogen hat, ist natürlich auch die Strömung erloschen. Die Bildung der Plasmaknoten tritt auf den schwächsten Strängen zuerst ein. Dieselben sind aber dort nur klein gegenüber den Plasmaansammlungen auf den breiteren Strängen. Diese zerfallen auch meist etwas später als die schwächeren Stränge.

In den jungen Haarzellen treten bei den in der Tabelle angegebenen Intensitäten fast sofort größere Vakuolen auf. Die Strömung hält noch einige Zeit nach deren Bildung an, die Stränge zerreißen und das ganze Zellplasma legt sich als sehr dicke, doppelt konturierte Plasmaschicht an die Wände der Zellen an. Der Kern wird in den Wandbeleg mit zurückgezogen und so fest an die Wand gepreßt, daß er in dem dichten Wandbeleg kaum noch zu sehen ist. Bleibt er aber in der Mitte der Zelle liegen, so bildet sich vor und hinter ihm je eine große Vakuole, die in ihrer dichten Grenzhüllschicht die gröberen Körnchen der Zelle eingelagert enthalten. Innerhalb der Vakuolen liegen oft eine oder mehrere regelmäßige Plasmakugeln, die sich bei der Kontraktion auf den Strängen gebildet haben und nicht mit in den Wandbeleg gezogen worden sind. In wie kurzer Zeit die Strahlen diese Erscheinungen hervorbringen, ist aus der Tabelle zu ersehen.

Um nun eine Fortsetzung der Plasmaströmung nach der Bestrahlung zn ermöglichen, dürfen wir nicht bis zur Sistierung bestrahlen. Bei den jungen Zellen z. B. bleibt die Strömung nur erhalten, wenn wir sogleich bei Bildung der Vakuolen die Bestrahlung abbrechen. Es zeigt sich dann schon eine erhebliche Schädigung, die aber nach einiger Zeit überwunden wird. So

treten bei den Zellen I nach 20 Sekunden Bestrahlung mit 2,4 Amp. die Vakuolen auf und die Strömung ist noch vereinzelt eine ruckweise. Erst nach 20 Minuten ist dann die Verteilung und Strömung des Plasmas wieder regelmäßig. Bei den Zellen V führt die Bestrahlung nicht den Tod der Zelle herbei, wenn sie unterbrochen wird, sobald sich die ersten kugeligen Anschwellungen auf den Strängen zeigen. Die Plasmakugeln werden dann von den noch strömenden Plasmamassen mit fortgerissen, in den Wandbeleg geführt und verlieren ihre Form. Die Strömung ist aber noch geraume Zeit äußerst langsam und unregelmäßig. Doch schwankt die Zeit, in der die regelmäßige Strömung wieder aufgenommen wird, ungefähr zwischen 15—60 Minuten. Das liegt wohl besonders daran, daß die Bestrahlung nicht immer bei genau gleichem Schädigungsgrad des Protoplasmas abgebrochen wurde. Als Beispiel will ich einen Versuch mit einer Zelle V angeben.

Beleuchtung des Gesichtsfeldes durch die seitlich vom Beleuchtungsapparat stehende Glühlampe. Strömungsgeschwindigkeit vor der Bestrahlung: 50 μ in 19 Sek. Bestrahlung mit 1,7 Amp. im Primärstrom.

Strömungsgeschwindigkeit

nach	der	ersten	Minute	50	μ	in	20	Sek.
„	„	zweiten	„	50	„	„	20	„
„	„	dritten	„	50	„	„	20	„
„	„	vierten	„	50	„	„	20	„
„	„	fünften	„	50	„	„	35	„
„	„	sechsten	„	50	„	„	45	„

Nach $6^1/_2$ Min. Bestrahlung abgebrochen. Plasmakugeln zahlreich. Nach 30 Minuten ist die Strömung wieder allgemein und besitzt die frühere Geschwindigkeit.

Aus dem Protokoll ersehen wir auch, daß die Schädigung durch die Bestrahlung erst nach einiger Zeit der Einwirkung erheblicher wird, dann führt sie allerdings schnell, wenn weiter bestrahlt wird, zur Vernichtung der Zelle.

Ließ ich die Strahlen auf die Filamenthaare einer offenen Blüte fallen, so zeigten bei folgender mikroskopischer Untersuchung die getroffenen Haarzellen dieselben Zerstörungserscheinungen wie die auf dem Objektträger bestrahlten, in Wasser liegenden Zellen.

Ähnliche Formveränderungen, wie sie das bewegliche Protoplasma nach der Bestrahlung mit ultraviolettem Licht zeigt, treten auch, wie Hofmeister angibt[1]), nach der Einwirkung nachteiliger Temperaturen, schädlicher Substanzen, mechanischer Eingriffe und elektrischer Schläge auf. Das Bestreben zur Kugelbildung zeigt alles gereizte Protoplasma sowohl als Ganzes als auch in seinen einzelnen Teilen[2]).

Das Plasma einer Staubfadenhaarzelle von *Tradescantia virg.*,

---

[1]) Hofmeister, Lehre von der Pflanzenzelle. p. 67.
[2]) Verworn, Allgemeine Physiologie. p. 414.

das durch den Induktionsschlag[1]) oder hohe Temperatur[2]) gereizt ist, zeigt uns zwar im allgemeinen ein ähnliches Bild, wie wir es nach der Reizung durch das Licht von 280 $\mu\mu$ Wellenlänge beobachten können. Doch haben nach der Einwirkung des Lichts die Plasmaballungen fast alle regelmäßige Kugelform, während auf oben erwähnter Abbildung, die uns die Einwirkung des Induktionsstroms und hoher Temperatur zeigt, meist unregelmäßige Plasmaklumpen und nur vereinzelt regelmäßige Plasmakugeln zu sehen sind.

Die Plasmaströmung in den Wurzelhaaren von *Hydrocharis morsus ranae.*

In den kurzen Wurzelhaaren von ca. 300 μ Länge, die über den Brennpunkt der Strahlen nicht hinausragen, kommt die Strömung schneller zum Stillstand als in den etwa gleich langen Haarzellen von *Tradescantia virgin.* Bei 2,4 Amp. im primären Strom ist die Strömung schon nach 1′ sistiert, bei 2,1 Amp. in $1^1/_2$′ und bei 1,7 Amp. in 2′.

Die ausgewachsenen Haarzellen sind ca. 4—5 mm lang. Lag nun das Ende derselben (also ca. 300 μ) im Brennpunkt der Strahlen, so war zu vermuten, daß die Strahlen viel weniger auf die Strömung des Plasmas einwirken würden und zwar um so weniger, je länger die Zellen und je geschwinder die Strömung war. Doch auch hier trat in ganz kurzer Zeit an der bestrahlten Stelle Stillstand ein, bei 2,7 Amp. im primären Strom nach einer Bestrahlung von $1^3/_4$′, bei 2,1 Amp. nach 3′, bei 1,7 Amp. nach $5^1/_2$′. In dem bestrahlten Teil der langen Wurzelhaare häufen sich bald nach Beginn der Bestrahlung dichte Plasmamassen an, die das ganze untere Ende des Haares schließlich erfüllen. Wir bemerken auch, daß der durch das Bestrahlungsfeld gekommene und nun wieder nach der Wurzel gerichtete Strom viel langsamer fließt, als der dem Ende zuströmende. Das strömende Plasma wird also schon in der kurzen Zeit, während es durch das bestrahlte Ende fließt, sehr stark geschädigt; einige Plasmateile werden dort festgehalten, stauen sich zu dichten Plasmamassen, und nur ein viel schwächerer und langsamerer Strom fließt vom Ende des Haares zurück. Wird die Bestrahlung nach der Sistierung des Stroms am bestrahlten Ende abgebrochen, so können wir sehen, wie der Strom vor den gestauten Massen umkehrt. Der zum Bestrahlungsfeld führende Strom greift aber bald immer weiter in die gestauten Massen ein und führt die zuletzt angelagerten Plasmateile wieder mit sich fort. Der vom Ende kommende Plasmastrom zeigt wohl deshalb noch lange nach der Bestrahlung eine Verzögerung gegen den nach dem Ende gerichteten. In einem 3 mm langen Haare, dessen Strömungsgeschwindigkeit in der Sekunde 11 μ betrug, zeigte sich am bestrahlten Ende bei 1,7 Amp. im primären Strom nach 5 Minuten Stillstand. Das Ende des Wurzelhaares war weit über das be-

[1]) Verworn, l. c. p. 451.
[2]) Ders., l. c. p. 255.

strahlte Gebiet hinaus mit dichten körnigen Plasmamassen erfüllt. Am Schluß der Bestrahlung war die Geschwindigkeit des zum Ende kommenden Stromes 10 μ, des fortführenden 5 μ in der Sekunde. 5 Minuten nach der Bestrahlung kommt auch wieder Bewegung in die zuletzt gestauten Massen. Die Geschwindigkeit des Plasmastroms im ganzen Wurzelhaar ist sehr verzögert. 20 Minuten nach der Bestrahlung ist die Geschwindigkeit des zum Ende kommenden Stromes 5 μ, die des fortführenden 3 μ in der Sekunde. Nach 60 Minuten erst hat sich die Strömungsgeschwindigkeit wieder ausgeglichen und ungefähr die Anfangsgeschwindigkeit angenommen. Bestrahlte ich noch kurze Zeit weiter nach dem Eintritt des Stillstandes, so dauerte es um so länger, bis die Strömung in dem bestrahlten Ende wieder auftrat. Meist wird durch eine Bestrahlung, die nur wenige Minuten nach dem Eintreten der Sistierung abgebrochen wird, die Strömung auch im ganzen Wurzelhaar sistiert. Das Plasma beginnt dann nicht wieder zu strömen. Bei einer Bestrahlung des Wurzelhaarendes mit 2,4 Amp. gelingt es schon nach 5 Minuten, die Strömung im ganzen Haar zu sistieren und den Tod desselben herbeizuführen.

Plasmaströmung bei *Vallisneria spiralis.*

Hertel macht über die Sistierung der Strömung in den Blattzellen von *Elodea canadensis* außer den schon erwähnten noch folgende Angaben: Bei Blättern, die lange im Dunkeln gelegen hatten und die auch bei der Anstellung des Versuchs nur mangelhaft beleuchtet waren, trat die Sistierung der Plasmabewegung deutlich schneller ein, als wenn die Blätter bei heller Beleuchtung während der Bestrahlung untersucht wurden. Die Bewegung wurde durch die Strahlen am langsamsten beeinflußt, wenn die Blätter mit hellem gelben Licht beleuchtet wurden[1]). Ebenso erhielt er bei dem chlorophyllhaltigen *Paramaecium bursaria* einen deutlichen Unterschied in der Schnelligkeit des Wirkungseintritts, je nachdem sich die Beobachtungsobjekte im Hellen oder Dunkeln befanden[2]). Das durfte, sagt Hertel, die Annahme rechtfertigen, daß die an die Belichtung der Chlorophyllkörperchen gebundene Assimilation, speziell die Abspaltung von Sauerstoff aus der aufgenommenen Kohlensäure, die schädigende Wirkung der verwendeten ultravioletten Strahlen aufhielt[3]).

Ich konnte bei *Elodea* diese Angaben bestätigen.

Ein sehr günstiges Objekt, die Strömung in chlorophyllhaltigen Zellen zu verfolgen, gaben auch die langen inneren Blattzellen von *Vallisneria spiralis.* Es sind möglichst dunkelgrüne Blätter zu wählen, da nur in ihnen auch die Zellen des Blattinnern reich an Chlorophyllkörnern sind. Um eine einfache Schicht dieser Zellen zu erhalten, zog ich zuerst die Epidermis ab und führte dann über

---

1) Hertel, l. c. p. 18.
2) Ders., l. c. p. 32.
3) Ders., l. c. p. 32.

die Stelle einen Flächenschnitt. So sind stets einige der großen Blattzellen zu erhalten, ohne daß ihrer Unter- oder Oberseite Zellteile der Nachbarzellen anhaften, durch die die Bestrahlung und Beobachtung gestört würde. Die erste bemerkbare Veränderung, die die Strahlen hervorrufen, ist die Bildung dicker runder Plasmaklumpen mit angehäuften Chlorophyllkörnern. Mit ihrem Auftreten wird die Strömung bedeutend langsamer. Sie kommen dann sehr bald, hauptsächlich an den Querwänden, zum Stillstand; die einzelnen, nicht zum Klumpen geballten Chlorophyllkörner der Zelle zeigen aber dann noch deutliche Bewegung. Ist jede strömende Bewegung, auch die der einzelnen Clorophyllkörner, erloschen, so tritt die Strömung in der Zelle selbst, wenn die Bestrahlung sofort nach Eintritt des Stillstandes abgebrochen wurde, nie wieder auf. Die Plasmaströmung wird in den *Vallisneria*-Zellen durch die Bestrahlung bei 2,4 Amp. im primären Strom nach 2′; 2,1 Amp. nach 3′; 1,7 Amp. nach 7′; 1,6 Amp. nach 11′ vollständig sistiert. Auch wenn kurz vor völliger Sistierung die Bestrahlung abgebrochen wird, so ist das Plasma so stark geschädigt, daß die Strömung bald aufhört und die Zellen nach einiger Zeit absterben. Im folgenden Versuch wurde die Zelle $6^1/_2$ Minuten bestrahlt (im prim. Strom, 1,7 Amp.). Vor der Bestrahlung legten die Chlorophyllkörner 50 μ in 9″ zurück, um 12 Uhr, am Schluß der Bestrahlung, war ihre Geschwindigkeit 50 μ in 35″, um 2 Uhr 50 μ in 48″, um 4 Uhr 50 μ in 65″ (Bewegung vereinzelt), um 5 Uhr findet keine Strömung mehr statt; in den Nachbarzellen durchströmen die Chlorophyllkörner eine Strecke von 50 μ in 10″.

In den Zellen bleibt die Strömung nach der Bestrahlung nur dann erhalten, wenn die Bestrahlung, sobald die Plasmamassen mit den angehäuften Chlorophyllkörnern zum Stillstand kommen, abgebrochen wird. Die Bewegung teilt sich dann auch bald wieder den zu Klumpen zusammengeballten Chlorophyllkörnern mit und wird nach kurzer Zeit wieder allgemein und regelmäßig.

Bei den Versuchen mit heller Beleuchtung und Verdunklung der Zellen wurden die Zellen, die im Dunkeln bestrahlt werden sollten, stets schon 10 Minuten vor der Bestrahlung im Dunkeln gehalten, nachdem sie vorher in das Bestrahlungsfeld gebracht und eingestellt waren. So konnte, ohne das Zimmer zu erleuchten, mit der Bestrahlung begonnen werden.

Ich erhielt als Sistierungswerte

	bei heller Beleuchtg.	im Dunkeln
bei 1,7 Amp. im primären Strom	7′	5′
„ 1,6 „ „ „ „	11′	9′

Schließlich will ich noch hervorheben, daß auch bewimperte, schwärmende Organismen wie z. B. Schwärmsporen von Myxomyceten oder Einzelalgen äußerst leicht durch die Strahlenwirkung zum Stillstand gebracht werden, und zwar viel schneller als z. B. die Strömung des Plasmas in behäuteten Zellen. Bei der Bestrahlung von Diatomeen konnte Hertel schon nach 30″ Stillstand

erzielen. Bei grünen Exemplaren sah er den Stillstand bei der gleichen Intensität frühestens nach 60″ eintreten[1]).

Um das Verhalten der schwärmenden Organismen zu untersuchen wählte ich *Chlamydomonas.* Bei den Versuchen befanden sich die Algen in einem Wassertropfen, der am oberen Glasboden einer feuchten Kammer ausgebreitet war. Unten war die Kammer durch einen Quarzdeckel verschlossen, auf dem sich eine Wasserschicht von 1 mm Höhe befand, um das Verdunsten des Tropfens zu verhüten. Der Tropfen mit den Algen ist möglichst auszubreiten, damit alle Schichten des Tropfens möglichst nahe der Brennpunktebene liegen; denn sonst zeigen sich in der Wirkung der Strahlen auf die Algen in den verschiedenen Schichten des Tropfens deutliche Unterschiede.

Bei einer Intensität von 2,4 Amp. im primären Strom stellten die bestrahlten Algen schon nach 3—5 Sekunden ihre Bewegung ein. Viele hatten ihre Zilien verloren. Wurden sie durch schwächere Intensitäten zur Sistierung gebracht und die Bestrahlung sofort abgebrochen, so blieben sie an der Stelle liegen, stundenlang hin- und herrückend, wie wenn sie dort mit den Zilien fest angeheftet wären. Nur selten sah ich einige Exemplare wieder frei kommen und herumschwimmen. Die meisten setzten das Hin- und Herrücken 4—12 Stunden fort und starben dann ab. Sie hatten zum Teil durch die Bestrahlung die Zilien verloren, bei anderen war deutlich körnige Struktur der Zilien nach der Bestrahlung zu erkennen. Der Grund für die überaus schnelle Sistierung der Chlamydomonaden ist wohl in der großen Empfindlichkeit der Zilien zu sehen. Diese dünnen Plasmagebilde werden ja sofort in allen Teilen von den schädlichen Strahlen getroffen. Wird eine Stelle des Tropfens mit Licht der Magnesiumlinie stark bestrahlt, so sammeln sich dort außer den sofort sistierten Algen immer neue an, denn auch die von anderen Stellen des Tropfens in das Strahlenfeld kommenden Algen werden sofort durch die Strahlenwirkung in ihrer Bewegung angehalten, und so sammelt sich schließlich die Hauptmasse der im ganzen Tropfen verbreiteten Algen um den Brennpunkt an. Bei schwächeren Intensitäten dagegen ist deutlich zu beobachten, wie die ins Bestrahlungsfeld gekommenen Algen wieder fortzuschwimmen suchen.

Die Bewegung von *Chlamydomonas* hörte auf

bei 2,4 Amp.		nach 3—5″,	bei 2,4 Amp.	(diffus)	nach 4″,
„ 2,1 „	(diffus)	„ 9′,	„ 1,8 „	„	„ 16′.

Aus den Versuchen ist ersichtlich, daß das Licht von 280 $\mu\mu$ Wellenlänge einen heftigen Reiz auf das Plasma der Pflanzenzellen ausübt, indem es leicht die Plasmabewegung aufhebt und überhaupt das Leben des Plasmas vernichtet. Daß dieser Reiz in einer direkten Einwirkung auf das Plasma der Zellen besteht, ist besonders bei *Tradescantia* zu sehen, wo in dem Plasma der Haarzellen heftige Kontraktionserscheinungen ausgelöst werden. Ver-

---

[1]) Hertel, l. c. p. 20.

langsamung und Stillstand der Bewegung folgen meist schnell aufeinander. Der Tod der Zelle tritt aber erst einige Zeit später ein. Die Bestrahlung führt bei allen Objekten auch den Tod herbei, wenn sie kurz vor der völligen Sistierung der Plasmabewegung abgebrochen wurde.

Eine Beschleunigung der Bewegung durch das ultraviolette Licht, also eine Erregungswirkung, hat Hertel bei Oscillarien deutlich beobachten können, „denn dieselben legten, durch die Bestrahlung aus dem Beobachtungsfeld vertrieben, dieselbe Strecke unter der Einwirkung der Strahlen viel schneller zurück als vorher, wo sie nur unter der Einwirkung des sichtbaren Lichtes standen." „Bei der Plasmabewegung war ihm eine Beschleunigung der Bewegung nicht immer deutlich geworden. Genauere Messungen scheinen auch hier manchmal eine gewisse Beschleunigung zu ergeben."[1]) Um diese Frage zu entscheiden, untersuchte ich außer *Tradescantia, Hydrocharis, Vallisneria,* auch *Nitella.* 30 Minuten lang vor der Bestrahlung wurde die Strömungsgeschwindigkeit des Plasmas durch Messungen mit dem Okularmikrometer festgestellt. Blieb sie konstant, so begann ich mit der Bestrahlung. Die Geschwindigkeit der Plasmaströmung nahm stets zuerst nur wenig ab, erst nach einiger Zeit wurde sie entschieden langsamer und dann sistiert. Aber vielleicht trat bei diesen Bestrahlungen die Schädigung zu schnell ein, als daß eine transitorische Beschleunigung beobachtet werden konnte. Ich prüfte nun die verschiedensten Intensitäten bis herunter zu 1,7 Amp. diffus. Entweder wurde nun die Plasmaströmung der Zellen durch diese schwachen Intensitäten innerhalb 60 Minuten gar nicht, wie z. B. die der großen Haarzellen von *Tradescantia virginica,* oder nur hemmend beeinflußt. Es ist aber immerhin nicht ausgeschlossen, daß bei sehr großer Schwächung der Intensität ein Reiz im positiven Sinne ausgeübt wird; denn durch inframaximale Dosen vieler schädlicher Agentien sehen wir häufig eine gewisse Beschleunigung der Bewegung veranlaßt.[2])

Die Desorganisationserscheinungen der Zellelemente.

Das Protoplasma.

In diesem Abschnitt will ich nur die Wirkung starker Intensitäten des Lichts von 280 $\mu\mu$ auf die Zellen und ihre einzelnen Bestandteile prüfen. Meist wurden zur Bestrahlung 2,4 Amp. im primären Strom angewendet.

Dieselben Desorganisationserscheinungen, die wir bei den Haarzellen von *Tradescantia* im vorigen Abschnitt schon kennen gelernt haben, treten auch hier ein, nur eben der starken Intensität gemäß sehr schnell. Oft sind gleich am Beginn der Bestrahlung in den jungen Haarzellen von *Tradescantia* viele kleine

---

[1]) Hertel, l. c. p. 20.
[2]) Pfeffer, Pflanzenphysiologie. II. p. 752.

Vakuolen zu sehen, so daß das ganze Plasma ein netzförmiges Aussehen hat. Diese Vakuolen vergrößern sich schnell und das Plasma zieht sich, was besonders gut bei den jungen *Tradescantia*-Zellen zu sehen ist, auf die peripherischen Schichten zurück. Schon nach einer Bestrahlung von einer halben Minute hat sich das Plasma in diesen Haarzellen an die Wände und den Kern gelegt. Bei Pilzhyphen und Pollenschläuchen legt sich das Plasma oft sofort als dicke Schicht an die Wände, oder es bilden sich in den schlauchförmigen Zellen zuerst kurze, dann längere Vakuolen, die durch Plasmapfropfen voneinander getrennt sind. Ganz ähnliche Erscheinungen treten bei der Einwirkung von starkem Sonnenlicht auf die Mycelfäden ein.[1]) Während bei etwas schwächeren Intensitäten durch die Strahleneinwirkung auf das Plasma der *Tradescantia*-Zellen erst nach Vakuolenbildung oder dem Zerfall der Stränge jegliche Bewegung aufhört, macht sich bei stärkeren Intensitäten, wie 2,4 Amp., neben der kontrahierenden auch die lähmende Wirkung der Strahlen stärker geltend; und es gelingt oft, die Strömung in den großen Haarzellen zum Stillstand zu bringen, ohne daß die Stränge zerfallen oder in den Wandbeleg einbezogen werden. Die durch die Kontraktionseinwirkung des Lichts gebildeten Plasmakugeln bleiben nun auf dem dünnen, straffgespannten Strang unverändert liegen. Die Überführung des Plasma in den lichtstarren Zustand ohne den sofortigen Zerfall der Stränge ist am besten an den stärkeren Strängen der großen Haarzellen von *Tradescantia* zu studieren. Die dünneren Stränge zerreißen auch hier, und bei jüngeren Zellen legt sich das ganze Plasma fast sofort an die Wand. Da wir bei stärkeren Intensitäten die lähmende Wirkung schon früher eintreten sahen als bei schwächeren, so ist zu vermuten, daß bei noch stärkeren Intensitäten die Lähmung des beweglichen Plasmas so schnell eintritt, daß sich vorher keine Kontraktionserscheinung mehr bemerkbar machen kann, und das Plasma sofort in der Anordnung, die es in der unbestrahlten Zelle hat, in den lichtstarren Zustand übergeführt wird. Aber auch bei einer Bestrahlung mit 2,8 Amp. im primären Strom treten stets noch Kontraktionen und Knotenbildung auf den Strängen vor dem Eintritt der Lichtstarre auf.

Wenn wir *Tradescantia*- und *Spirogyra*-Zellen bis zur Sistierung der Bewegung und dem Zerreißen der Stränge und Bänder bestrahlen, so ist in den getroffenen Zellen der Turgor noch nicht geschwunden.

Sie zeigen vielmehr oft 10—20 Minuten gegen Salpeterlösung noch dasselbe Verhalten wie die nicht bestrahlten Zellen. Doch tritt, wie schon oben bemerkt, die Bewegung in ihnen niemals nach diesen Bestrahlungen wieder auf, und die Zellen gehen stets zu Grunde. Wir haben es also hier mit einem Übergangsstadium nach der Bestrahlung zu tun, aus dem die Zellen aber niemals wieder aufleben.

---

[1]) Schröter, Über Protoplasmaströmung bei Mucorineen. (Flora. 1905. Ergänzungsband. p. 12.)

Bei andauernder starker Bestrahlung ist aber einige Minuten nach der Sistierung der Bewegung und dem Zerfall der Stränge zu sehen, daß die senkrechten Zwischenwände zwischen den belichteten und nicht belichteten Zellen sich in die ersteren hineinwölben; jetzt ist auch die Permeabilität des Wandbelegs der Zellen für Farbstofflösungen gestiegen, während bis dahin die bestrahlten Zellen trotz der Zerstörungserscheinungen, wie Zerreißen der Stränge und Vakuolenbildung, die Farbstoffe nicht schneller aufnahmen als die gesunden Zellen.

Besonders schön tritt bei *Spirogyra* durch Methylgrün der Gegensatz zwischen bestrahlten und unbestrahlten Zellen hervor.

Die durch Licht völlig getöteten Zellen nehmen den Farbstoff sofort auf und werden dunkelgrün. Nach einiger Zeit nehmen aber auch die unbestrahlten Zellen einen rot-violetten Farbenton an, indem zahlreiche rötliche Körnchen in den Zellen auftreten. Wusch ich das Präparat wiederholt aus, so wurden die stark bestrahlten grünen Zellen heller grün bis fast farblos, die andern aber behielten ihre violette Färbung. Das Methylgrün ist nämlich stets durch das Methylviolett verunreinigt. In den nicht bestrahlten Zellen bildet sich von diesem letzteren Farbstoff nun der rötliche körnchenreiche Niederschlag. Dieser entstand in den bestrahlten Zellen nicht, sondern dort wurden die Farbstoffe nur in den Zellsaft aufgenommen und beim Auswaschen leicht wieder abgegeben.

An den Haarzellen von *Tradescantia virginica* treten außer den schon beschriebenen Desorganisationserscheinungen im Plasma noch andere Veränderungen bei langer starker Bestrahlung auf. In ganz jungen Zellen löst sich meist der Plasmabelag in den Ecken der Zellen ab und zieht sich in das Innere der Zelle zurück. Ferner entstehen an fast allen stark bestrahlten Zellen blasenförmige Abhebungen der Kutikula. Wir wollen im folgenden etwas näher auf die letztere Erscheinung eingehen.

Bei intensiver Bestrahlung, die nach wenigen Minuten die Zellen tötet, hebt sich nach 15—20 Minuten oft die Kutikula an Zellen der Staubfadenhaare von *Tradescantia virginica* ab. An den länglichen Zellen der blauen Filamenthaare entstehen die Abhebungen, auch wenn sich die Zellen vollständig im Strahlenfeld befinden, zuerst nur am Ende der Zellen, wo sie erst wenig und dann mit längerer Bestrahlung allmählich zu halbkugeligen Blasen hervorgewölbt werden. Oft treten die Blasen an demselben Ende einer Zelle zu beiden Seiten hervor, mit dem einen Ende ihrer Umgrenzungslinie zur Quermembran einbiegend, während das andere sich als feine Linie bogenförmig auf der Unterseite der Zelle in der Streifung der Kutikula verliert. Oft zeigen Nachbarzellen an ihren gemeinsamen Quermembran die Kutikulaabhebungen, und diese gehen dann zu einer Blase über, indem sich die zur Quermembran eingeschnürten Teile der Kutikula mehr und mehr nach außen wölben. An den Längswänden ist die Kutikula vor der Blasenbildung oft fein gewellt. Die an den Enden der länglichen Zellen entstandenen Blasen verbreiten sich bei weiterer Bestrahlung und verlängern sich, indem die auf der unteren Seite der Zelle

deutlich sichtbaren Ansatzstellen, wo die die Blasen umgebende Kutikula der Membran sich wieder anlegt, nach dem anderen Ende der Zelle vorrücken, bis die ganze Kutikula abgelöst ist. Bei den ganz jungen Haarzellen, die der ersten Altersstufe entsprechen, hebt sich die Kutikula an allen Stellen der Längswand der Zellen meistens gleichzeitig ab. Die Blasen, die hintereinander liegende Zellen gebildet haben, treten hier sehr schnell in Verbindung miteinander, und die Abhebungen reichen dann oft über mehrere Zellen.

Auch an Pollenschläuchen von *Lathyrus latifolius* habe ich die Blasenbildung beobachtet. Dort wird die Kutikula meist in kugelrunden Bläschen abgehoben, die zuweilen sehr zahlreich an dem Pollenschlauch auftreten. Ich habe sie aber nicht immer dort erhalten können, bei sehr kurzen Pollenschläuchen nie.

Spirogyra, Cladophora, Blättchen von *Ranunculus fluitans*, Haare von *Trianea* und *Cucurbita pepo* zeigen nach 60 ^{m} Bestrahlung noch keine blasenförmigen Auftreibungen.

Bei *Tradescantia virginica* traten Blasen durch die Bestrahlung an Haarzellen aller Altersstufen auf. Ob überhaupt die Kutikula aufgehoben wird und wie schnell die Blasen auftreten und vergrößert werden, ist individuell verschieden. Die Erscheinung ist zu beobachten, sowohl wenn die Objekte sich in Leitungswasser, Zuckerlösung oder schwacher Salpeterlösung befinden. Die Blasen treten ebenso in Sauerstoff wie auch in Wasserstoff-Atmosphäre auf. Doch war fast stets in Wasserstoff bei gleicher Bestrahlungsdauer die Größe der Blasen geringer als in Luft und Sauerstoffatmosphäre.

Werden die Zellen durch Salpeterlösung stark plasmolysiert und dann bestrahlt, so hatte sich das Plasma nach 18 Minuten gleichmäßig körnig über die Zelle verteilt, und nach 15 Minuten weiterer Bestrahlung hatten sich typische Blasen gebildet.

Auf Zusatz von 5—10prozentiger Salpeterlösung, besonders aber auf Zusatz von Alkohol, blähen sich die Blasen stark auf, so daß jetzt die Kutikula außerordentlich gedehnt wird. Durch Wasserzusatz kollabieren die Blasen wieder erheblich. Durch neuen Zusatz von Alkohol werden sie sofort wieder stark aufgebläht. Die Größe, die die Blasen durch die Bestrahlung erhalten haben, behalten sie mehrere Stunden bei, dann zeigen sich Einschnürungen in der gedehnten Kutikula und sie gehen langsam zurück. Die Kutikula legt sich aber niemals wieder glatt an die Zellmembran an, und die Blasen verschwinden nicht gänzlich. Auf Zusatz von konzentrierter Schwefelsäure und Glyzerin gehen die Blasen sofort zurück und die Kutikula legt sich in Längs- und Querfalten an die Membran an.

Der Inhalt der Blasen von weißen Haarzellen ist ungefärbt. An den blauen Haarzellen von *Tradescantia virginica* sind die hervortretenden Blasen zuweilen auch farblos. Nach kurzer Zeit aber sieht man dann den Blaseninhalt sich mehr und mehr violett färben, bis der Farbenton dem des Zellinhalts gleichkommt.

Mit Jod-Jodkalium färben sich die Blasen und das Zellinnere gelbbraun. Werden die Objekte mit Methylenblau gefärbt, so nimmt hauptsächlich der Zellinhalt eine dunkelblaue Färbung an, die Blasen sind nicht so dunkel gefärbt, und ihr Farbenton wird beim Auswaschen immer heller. Auf Alkoholzusatz vergrößern sich die Blasen sofort sehr stark und nehmen dabei aus der Zelle blauen Farbstoff auf. Der Übergang des Farbstoffes aus der Zelle in die Blase ist dabei deutlich zu beobachten, indem zunächst nur der Blaseninhalt in der Nähe der Membran sich dunkler blau färbt. Erst nach einiger Zeit ist die ganze Blase gleichmäßig blau gefärbt. — Ähnliche blasenförmige Abhebungen der äußeren Hautschichten, aber unter normalen Verhältnissen, beschreibt Hanstein für verschiedene Pflanzen als Harz und Schleim enthaltende Organe[1]). Unter dem Einfluß von Salz- und Salpetersäure hebt sich an den Höckern vieler Pflanzenhaare die Kutikula ab[2]), indem sich zwischen Kutikula und Zelluloseschichten eine wahrscheinlich harzartige Substanz befindet, die nicht in Wasser, aber in den genannten Säuren quellbar ist. Nach Zusatz von Essigsäure treten nach Brand an der Spitzenzelle von *Cladophora* wasserhelle, blasenartige Abhebungen auf[3]).

Da der Inhalt der Blasen, die durch Bestrahlung mit ultraviolettem Licht an den Haarzellen von *Tradescantia virginica* entstehen, sich mit Jod-Jodkalium oder Methylenblaulösung gegen die umgebende Flüssigkeit durch deutliche Färbung abhebt, so müssen diese Blasen außer Wasser noch einen weiteren Stoff enthalten. Dieser Stoff nimmt Alkohol in großen Mengen auf, wie die Aufblähung der Blasen bei Alkoholzusatz und die enorme Dehnung, die die Kutikula erfährt, schließen lassen. Entziehen wir durch reichlichen Wasserzusatz dem Präparat den Alkohol, so gehen die Blasen bis auf die frühere Größe zurück. Lassen wir sehr stark wasserentziehende Mittel, wie unverdünntes Glyzerin oder Schwefelsäure zutropfen, so entziehen diese dem gequollenen Blaseninhalt das Wasser, die Blasen gehen ganz zurück, und die sie umgebende Kutikula legt sich in Falten an die Zellenmembran an.

Die Füllmasse der Blasen kann durch Quellung der Kutikular- und Membranschichten unter der Strahlenwirkung entstanden sein, oder wird vom Protoplasma der Zelle gebildet, dessen Moleküle unter der dissoziierenden (ionisierenden) Kraft der verwendeten Strahlen Umsetzungen erfahren oder vielleicht zerfallen[4]). Ich glaube nun besonders in der letzten Wirkung der Strahlen die Ursache der Blasenbildung sehen zu müssen. Das Umsetzungsprodukt nimmt dann, nach meiner Auffassung, Wasser auf, durch-

---

[1]) Hanstein, Bot. Zeitung. 1868. p. 700.

[2]) Schenk, Unters. über Bildung centrif. Wandverdickungen an Pflanzenhaaren und Epidermis. Dissertation. Bonn 1884.

[3]) Brand, Über Membran, Scheidewände und Gelenke d. Algengattung *Cladophora*. (Berichte d. d. bot. Gesellschaft. Bd. 26. p. 118.)

[4]) Aschkinaß u. Kaspari, Über den Einfluß dissoziirender Strahlen auf organ. Substanzen etc. (Archiv für die ges. Physiologie. Bd. 86. 1901, p. 604.

dringt die ebenfalls durch die Strahlen geschädigten Membranschichten und führt nach längerer Bestrahlung die beschriebenen Abhebungen der Kutikula, von der diese gequollene protoplasmatische Substanz nicht hindurchgelassen wird, herbei. Die letztere Annahme wird auch durch die Beobachtungen Hertels gestützt, der nach längerer Bestrahlung von Protozoen und Knidarien wasserhelle Tröpfchen an der Oberfläche der Tiere sich abscheiden und schließlich die Tierchen zerfließen sah[1]). Daß nun in der Tat auch das Plasma der Pflanzenzelle durch die Wirkung der Strahlen zum Zerfließen gebracht wird, will ich an den Zellen von *Chlamydomonas* zeigen, bei denen das Zerplatzen und Zerfließen wegen ihrer zarten Wandung und des geringen Durchmessers der Zellen leichter eintreten mußte als bei den stark behäuteten Haarzellen von *Tradescantia.*

Bestrahlen wir die beweglichen Algenzellen mit starker Intensität (2,4 Amp.), so haben sich, wie schon oben bemerkt, nach kurzer Zeit eine große Zahl von ihnen in und um den Brennpunkt angesammelt. Nach 10—15 Minuten Bestrahlung zeigen besonders die am Rande des Brennpunktes gelegenen Algenzellen am farblosen Ende wasserhelle Tröpfchen. Meist aber hat sich eine große blasenförmige Vakuole an dem farblosen Ende gebildet, die die chlorophyllhaltigen Plasmateile auf einen halbmondförmigen Teil zurückdrängt. Die wasserhelle kugelige Blase ist von einer dünnen, farblosen Plasmaschicht umgeben und ist oft viel größer als die eigentliche Algenzelle. Zuweilen tritt auch die Vakuole mitten in der Algenzelle auf und drängt dann die chlorophyllhaltigen Teile nach beiden Seiten auf eine schmale halbmondförmige Randpartie zurück. Diese großen farblosen Blasen platzen dann häufig oder lösen sich von den grünen halbkugeligen oder sichelförmigen Teilen los, so daß oft viele freie, dünne Plasmaringe zu sehen sind (Fig. 5, Taf. II). Die stark getroffenen Zellen, die im Brennpunkt der Strahlen liegen, sind nicht geplatzt. Bei den meisten hat sich eine dicke Wandschicht gebildet, während das Innere gleichmäßig feinkörnig über die Zelle verteilt ist. Auch die grüne Farbe hat sich gleichmäßig über die Zelle verteilt und nur der farblose Kern tritt noch als besonderes Gebilde darin hervor. Nach 30 Minuten Bestrahlung haben wir schließlich nur noch eine gleichmäßig hellgrüne Scheibe vor uns, die meist alle Zellbestandteile ineinander geflossen zeigt. Durch den geringen Druck, den die Wände der stark bestrahlten Algenzellen beim bloßen Aneinanderliegen aufeinander ausüben, verlieren sie jetzt ihre runde Gestalt, die Wände platten sich aneinander ab, und wir erhalten oft polygonale Formen, wie Figur 6, Taf. II sie zeigt. Ihr Inneres ist darnach sehr weich oder vielleicht flüssig.

Das Grundgerüst der Chlorophyllkörper.

Auch die Chlorophyllkörper werden durch das ultraviolette Licht sehr geschädigt. Für die Versuche wählte ich meist Farn-

[1]) Hertel, l. c. p. 12.

prothallien und *Spirogyra*. In den Zellen der Farnprothallien z. B. macht sich bei der starken Bestrahlung mit 2,4 Amp. in den ersten Minuten keine Wirkung bemerkbar. Nach 4—5 Minuten nehmen dann aber oft die Chlorophyllkörner auffallend länglich spindelförmige Gestalt an, sind sehr scharf umgrenzt, und die benachbarten sind häufig in eine kleine grüne Spitze, die sie gegeneinander gerichtet haben, ausgezogen. Es hat den Anschein, als seien die Körner jetzt an beiden spitzen Enden starkem Zug ausgesetzt. Genauere Beobachtung zeigt, daß sie in Richtung der Spitzen durch einen dünnen Plasmastrang verbunden sind. Durch die kontrahierende Wirkung der Strahlen scheinen diese Verbindungsfäden deutlicher hervorzutreten. Sehr eingehend bespricht Lidforss dieselben. Er erhielt durch Beobachtungen an Zellen von *Ranunculus lingua* den bestimmten Eindruck, daß diese Plasmastränge besonders der Beförderung der Chloroplasten dienten[1]).

Nach sieben Minuten Bestrahlung ist dann plötzlich die Lage der meisten Körner zueinander eine ganz andere geworden. Solche, welche vorher die ausgezogenen Spitzen gegeneinander gerichtet hatten, liegen jetzt zu 2 oder 3 dicht beieinander und sind kugelrund. Die Stärkekörner in ihnen sind jetzt viel undeutlicher als vorher, und die Zelle ist mit einer Unzahl kleiner tanzender Körnchen erfüllt, die sich mit Jod-Jodkalium braun färben. Die meisten Stränge sind zerfallen. Die Chlorophyllkörner sind nun anscheinend durch den zwischen ihnen straffgespannten Plasmastrang aneinander gezogen worden und haben sich, von der Spannung befreit, abgerundet. Bei weiterer Bestrahlung wird auch die Trennungslinie der aneinander liegenden Körner immer undeutlicher, so daß sie an der Berührungsfläche fast zusammengeflossen erscheinen. Ein vollständiges Zerfließen der Chlorophyllkörner habe ich auch nach 60 Minuten Bestrahlung mit 2,4 Amp. noch nicht beobachtet.

Ebenso werden die Chlorophyllbänder der *Spirogyra*-Zellen vom ultravioletten Licht stark geschädigt. Bei Bestrahlung mit mittelstarken Intensitäten, etwa 1,6—2 Amp., zeigen sie sehr bald die mannigfachsten Kontraktionserscheinungen. Die Bänder verlieren die Auszackungen ihres Randes, sie werden viel dünner und spannen sich straff um die Pyrenoide, so daß die letzeren nur noch als Verdickungen der dunkelgrünen Stränge zu erkennen sind. Dabei sind diese kontrahierten Bänder oft quer durch die Zelle gespannt und liegen nicht mehr der oberen Zellwand an. Sie zeigen jetzt eine gleichmäßig körnige Struktur, und hin und wieder treten ringförmige oder längliche, runde, farblose Stellen in ihnen auf, die aber ihre Gestalt vielfach verändern und wieder verschwinden. Oft sieht man dann die grünen Stränge sich zu drei oder vier in ihrer Mitte aneinanderlegen und miteinander verschmelzen. Zugleich treten, wie bei den Farnprothallienzellen, eine große Menge kleiner, weißer Körnchen, die lebhaft hin und her tanzen, in den Zellen auf. Da auch der Kern jetzt meist de-

[1]) Lidforss, Über kinoplasmatische Verbindungsfäden zwischen Zellkern und Chromatophoren. 1908. p. 37.

plaziert ist, so möchte ich auch hier das Auftreten der zahlreichen Körnchen auf den Zerfall der Plasmastränge zurückführen. Auch hier ist wohl das Aneinanderlegen der Chloroplasten durch den Zug sie verbindender und gespannt gewesener Protoplasmastränge zu erklären. Bei weiterer Bestrahlung werden an einigen Stellen die grünen kontrahierten Bänder zwischen zwei Pyrenoiden immer dünner, ziehen sich schließlich in einen dünnen grünen Faden aus und reißen. Die Enden an der Rißstelle schnellen dann zurück, werden eingezogen und die auseinander gerissenen Enden des grünen Stranges zeigen nun meist keulenförmige Form. Manchmal reißen die grünen Stränge auch vor und hinter demselben Pyrenoid. Die zurückschnellenden, am Pyrenoid haftenden Enden kontrahieren sich um dasselbe, und wir erhalten dunkelgrüne kugelige Gebilde von ganz gleichmäßiger Struktur. Dann reißen die Bänder auch an einer Längswand ab, ziehen sich schnell bis zur anderen zurück und kontrahieren sich dort zu einem dunkelgrünen Knoten; oder sie ziehen sich auch von einer Längswand zur anderen zurück, einen feinen Plasmafaden zurücklassend, der auch in gesunden Zellen in der Mitte der Bänder, von Pyrenoid zu Pyrenoid ziehend, zu sehen ist. Ferner quellen die Bänder auch zu verschiedenen Formen auf und werden zu wurstartigen Schläuchen mit einer dichteren peripherischen Schicht, die viele Körnchen eingelagert enthält. Alles dies sind Erscheinungen des Absterbens, die auch durch höhere Wärmegrade, mechanische Verletzungen usw. hervorgebracht werden. Dieselben treten unter der Strahlenwirkung nur bei nicht zu starken Intensitäten auf. Auch sind sie als Nachwirkungen zu beobachten, wenn wir mit stärkeren Intensitäten, z. B. 2,4 Amp., nur einige Minuten, etwa bis zum Zurückgehen der Auszackungen an den Bändern, bestrahlen. Im Brennpunkt starker Intensitäten wirken die Strahlen dann wieder wie bei Haarzellen von *Tradescantia* schneller auf die Erstarrung der protoplasmischen Grundsubstanz der Chlorophyllbänder hin, und nur am Rande des Brennpunktes treten die Kontraktions- und Quellungserscheinungen erheblicher auf. Doch ist es mir auch hier nicht gelungen, die Bänder lichtstarr zu machen in der Form, die sie uns in der lebenden Zelle zeigen. Stets machten sich vorher noch Kontraktionserscheinungen geltend, wenn sie auch manchmal nur darin bestanden, daß die Auszackungen der Bänder sich abflachten. Die Lichtstarre trat aber immer, auch bei *Spirogyra*-Fäden von starkem Durchmesser, so früh ein, daß die Ordnung der Bänder erhalten blieb und auch der Kern nicht deplaziert wurde. Die eben beschriebene Wirkung des ultravioletten Lichts ist sehr gut an der Fig. 7, Taf. II zu sehen. In der Mittelzelle, die in der Mitte des Strahlenfeldes lag, sind nur die Auszackungen der Bänder verschwunden. Die ihr zunächst gelegenen Bänder der Nachbarzellen zeigen schon stärkere Kontraktion und sind dünner geworden, ehe sie in den lichtstarren Zustand übergeführt wurden. Die parallele Anordnung ist auch bei ihnen noch erhalten. Die weiter von der Mittelzelle entfernt liegenden Bänder der Nachbarzellen sind dagegen zum Teil zerrissen, zum Teil haben sie sich

aneinandergelegt. Bei weiterer Bestrahlung der lichtstarren Bänder ist dann ein Auseinanderweichen der in den Pyrenoiden gelegenen Stärkekörner zu beobachten, die nach 20 Minuten starker Bestrahlung im weiten Umkreis oft um das Pyrenoid herumliegen und manchmal noch nachträglich in der Längsrichtung des Bandes sich zu zerstreuen scheinen. Ob diese Erscheinung durch eine Erweichung oder Verflüssigung des Pyrenoids oder des Chlorophyllkörpers veranlaßt ist, kann ich nicht entscheiden. Es ist mir selbst nach zweistündiger Bestrahlung nicht gelungen, die Chlorophyllbänder zum Zerfließen zu bringen.

Die Farbstoffe des Zellinhalts.

Die Zerstörung der Farbstoffe des Zellinhalts, und vor allem des Chlorophyllfarbstoffes durch das konzentrierte Sonnenlicht, ist bei Pringsheims Versuchen die erste und deutlichste Veränderung, die wir in den Zellen vor sich gehen sehen. Die Zerstörung des Chlorophyllfarbstoffes gelang ihm sogar auch unter Erhaltung des Lebens der Pflanzenzelle.[1])

Dasselbe Resultat ergaben meine Versuche, bei denen ich *Spirogyra*-Zellen und Haarzellen von *Tradescantia* mit intensivem elektrischen Bogenlicht bestrahlte. Selbst nach 60 Minuten langer Bestrahlung mit 2,4 Amp. im primären Strom habe ich aber bei *Spirogyra, Cladophora, Nitella* und *Tradescantia* keine Entfärbung durch das Licht von 280 $\mu\mu$ Wellenlänge bemerken können. Auch die Blütenfarbstoffe der gelben Zungenblüten von *Helianthus,* der stahlblaue Mischfarbstoff der Oscillarien und der Farbstoff der Pollenkörner von *Tradescantia* verschwanden nicht unter der Einwirkung des ultravioletten Lichts.

Der Zellkern.

Der Kern wird zunächst, soweit zu erkennen ist, nur insofern durch die Bestrahlung geschädigt, als er durch den Druck oder Zug des sich kontrahierenden oder Vakuolen bildenden Plasmas seine Lage verändert. Veränderungen an ihm selber werden nicht oft sichtbar, da er meist durch angesammelte Körnchen und Plasmamassen verdeckt wird oder durch die Vakuolen fest an die Wand gepreßt wird. Zu Anfang der Bestrahlung zeigt er meist eine äußerst deutliche und scharfe Umgrenzungslinie. Am deutlichsten habe ich Veränderungen in der Struktur des Kerns bei den ganz jungen Haarzellen der Staubfäden von *Tradescantia virginica* gesehen. Er scheint nach kurzer, starker Bestrahlung aus kurzen, groben Fäden und Plasmaknoten zu bestehen, oder er zeigt längere, dicke, parallel geordnete Fäden, die meist in der Richtung der Längsachse der Zelle liegen. Es hat den Anschein, als wollte sich der Kernfaden in seine Chromosomen auflösen. Die Kerne behalten sowohl bei weiterer Bestrahlung, als auch wenn sie nicht

---

[1]) Pringsheim, l. c. p. 345.

weiter bestrahlt werden, diese Struktur nicht lange bei. Die einzelnen Fäden werden bald undeutlicher, und nach einiger Zeit haben die Kerne wieder gleichmäßig feinkörniges Aussehen. Auch nach der Behandlung mit Methylgrün-Essigsäure und Hämatoxylin oder Chrom oder Pikrinsäure waren diese Fäden niemals mehr deutlich zu sehen. Ähnliche Chromatinballungen, die gleichfalls als Reizerscheinungen aufzufassen sind, wurden beobachtet bei der Fütterung der *Drosera*-Tentakel von Huie und Rosenberg und in den Verdauungszellen der endotrophen *Mykorrhiza* von W. Magnus[1]). Zuweilen zeigt sich bei Zellen von *Tradescantia* und *Spirogyra* während oder gleich nach kurzer, starker Bestrahlung ein Anschwellen des den Kern umgebenden Plasmas zu einer Blase, die einen scharf kreisrunden Umriß annimmt. Nach einigen Stunden verschwinden diese Blasen wieder.

Die Membran.

Die Zellwand der bestrahlten Zellen zeigt keine deutlichen Veränderungen. In den Zellen von *Spirogyra,* die unter der Strahlenwirkung Kontraktion und Quellung der Bänder zeigten, knickten die vorher geraden Fäden oft ein oder führten an dieser Stelle eine vollkommene Drehung um ihre Längsachse aus. Dasselbe Verhalten beobachtete Pringsheim bei der Bestrahlung mit konzentriertem weißen Licht.[2]) Er sagt, es wäre möglich, daß entstehende Ungleichheiten in der Spannung der Kutikular- und der inneren Membranschichten der belichteten Zellen ihre Drehung bewirken könnten.

Um nun die Unterschiede zwischen der Wirkung des ultravioletten und intensiven weißen Lichts festzustellen, habe ich einige Bestrahlungsversuche mit intensivem elektrischen Bogenlicht an *Spirogyra*-Zellen und Haarzellen von *Tradescantia virginica* angestellt. Die Versuchsobjekte befanden sich stets im hängenden Tropfen an dem oberen Glasboden der Gaskammern. Die Versuche wurden in Luft und Wasserstoff ausgeführt. Wie bei Pringsheims Versuchen war auch hier die Wirkung der blauen Spektralhälfte unverkennbar stärker als die der roten, was eben auf die mit der kürzeren Wellenlänge verbundene stärkere Absorption der blauen Strahlen zurückzuführen ist. Daraus erklärt sich auch wohl die rasche und intensive Wirkung der Strahlen von 280 $\mu\mu$ Wellenlänge, die von allen Zellen stark absorbiert werden. Während nun die tödliche Wirkung des weißen oder blauen intensiven Lichts im Wasserstoff unterblieb, erhielt ich bei Bestrahlung mit dem ultravioletten Licht dieselben Desorganisationserscheinungen des Objekts in der Wasserstoffatmosphäre wie in Luft. Der Wasser-

[1]) Magnus, W., Studien an der endotrophen *Mykorrhiza* von *Neottia nidus avis.* (Jahrbücher f. w. Botanik. Bd. 35. p. 249. Siehe auch dort die anderen Literaturangaben.)

[2]) Pringsheim, l. c. p. 368.

stoff wurde stets schon 15 Minuten vor Beginn der Bestrahlung und auch während derselben in lebhaftem Strome durch die Gaskammer geleitet.

Wenn wir nun die Einwirkung des intensiven sichtbaren und ultravioletten Lichts auf die Pflanzenzellen vergleichen, so ist zunächst bei allen Versuchen mit Strahlen von 280 $\mu\mu$ Wellenlänge die starke Wirkung dieses Spektralbezirks auf die protoplasmatische Substanz auch bei verhältnismäßig schwachen Intensitäten hervorzuheben. Bei stärkeren Intensitäten sehen wir außer Kontraktionen auch noch Erstarren und schließlich Zerfließen des Protoplasmas eintreten. Das intensive rote und blaue Licht führt hauptsächlich nur eine Erstarrung der protoplasmatischen Substanz herbei. Es treten aber dabei an der Randzone des Brennpunktes auch geringfügige Kontraktionserscheinungen auf, die, wie Pringsheim auch für *Tradescantia virginica* abbildet, meist nur in einer Abhebung des Protoplasten von der Wand[1]) oder bei *Spirogyra* in einer Abflachung der Bandzacken sich äußern. In seiner Betrachtung über die Desorganisation des Plasmas durch Licht sagt Klemm: „Kontraktionen treten nur unter Umständen auf, nämlich dann, wenn die Intensität des Lichts vom Ultramaximum so weit entfernt war, daß sie das Plasma zwar stark schädigte, aber doch erst nach längerer Zeit den Tod herbeizuführen vermochte.[2]) Im intensiven Licht von 280 $\mu\mu$ treten Kontraktionen des Plasmas stets deutlich hervor, bei nicht zu starken Objekten fast gleichzeitig mit Beginn der Bestrahlung, und gerade besonders schnell und stark bei Intensitäten, die die Zellen sehr bald töten. Ein Zerreißen und knotige Anschwellungen der Plasmastränge hat auch Pringsheim bei seinen Versuchen beobachtet, doch kommt es im intensiven weißen Licht niemals zu so starken Plasmaballungen wie im ultravioletten. Vakuolenbildung, die im Licht von 280 $\mu\mu$ z. B. bei jungen *Tradescantia*-Zellen sofort auftritt, ist im weißen Licht nicht zu beobachten. Die Desorganisation durch hohe Intensitäten sichtbaren Lichts erfolgt ohne wesentliche und heftig verlaufende Formveränderungen. Es ist im Wesentlichen ein Erstarrungsprozeß, der um so rascher verläuft, je intensiver die Lichtwirkung ist.[3]) Obgleich bei meinen Versuchen mit intensivem elektrischen Bogenlicht der Lichttod der Zellen oft erst nach fünfmal längerer Zeit als bei den Versuchen mit Licht von 280 $\mu\mu$ eintrat, so zeigte sich bei jenen doch nie die geringste der Kontraktionswirkungen, die bei diesen so schnell und heftig auftraten. Bei stärkeren Intensitäten tritt die lähmende Wirkung des ultravioletten Lichts, durch die das Protoplasma in den Starrezustand übergeführt wird, deutlicher hervor. Es gelingt dann, das Plasma der Haarzellen von *Tradescantia*, noch bevor die Stränge zerreißen, in der Form, die es unter der sich zuerst äußernden kontrahierenden Wirkung angenommen hat, lichtstarr zu machen. Die bestrahlten Zellen sterben

---

[1]) Jahrb. f. w. Botanik. Bd. 12. Figur 4. Tafel 15.

[2]) Klemm, Desorganisationserscheinungen der Zelle. (Jahrb. f. w. Botanik. Bd. 28. p. 647.)

[3]) Klemm, l. c. p. 646.

dann in wenigen Minuten ab. Der Tod der Zellen würde ja auch schon sicher eintreten, wenn wir die Bestrahlung kurz vor der Sistierung der Plasmaströmung abbrechen. Bei der Bestrahlung mit weißem intensiven Licht stellt in Bewegung befindliches Plasma seine Bewegungen ein, ohne nach dieser Bestrahlung abzusterben. Man kann dann in dem zur Lichtstarre gebrachten Plasma nach kürzerer oder längerer Zeit die Bewegung mit ungeschwächter Stärke wiederkehren sehen. Um den Tod des Plasmas durch die Bestrahlung herbeizuführen, muß also hier das Plasma, nachdem es lichtstarr geworden ist, noch einige Zeit dem intensiven Licht ausgesetzt bleiben. Ähnliche erhebliche Unterschiede zeigen die sichtbaren Strahlen und die Strahlen von 280 $\mu\mu$ Wellenlänge in ihrer Wirkung auf die Chlorophyllbänder der Spirogyren. Bestrahlung mit Licht der Magnesiumlinie schwacher oder mittlerer Intensität veranlaßt Kontraktion, Zerreißen und Aufquellen der Bänder. Starke Intensitäten, soweit ich sie anwenden konnte, veranlassen ebenfalls zuerst noch mehr oder weniger Kontraktionen, bis dieselben durch das Starrwerden der protoplasmatischen Grundsubstanz der Bänder aufgehalten werden. Die durch intensives weißes Licht getöteten Spirogyrenbänder erstarren dagegen in ihrer normalen Form mit allen Konfigurationen des Bandes.[1])

Die verschiedene Wirkung des sichtbaren und ultravioletten Lichts auf die Farbstoffe in den Pflanzenzellen habe ich oben schon hervorgehoben. Was nun die dritte Wirkung des Lichts von 280 $\mu\mu$ betrifft, durch die ein Zerfließen des Plasmas erzielt wird, so zeigt dieselbe anscheinend auch in geringem Maße das intensive Sonnenlicht. Denn Pringsheim hat hin und wieder ein Abheben der Kutikula an den insolierten *Tradescantia*-Zellen beobachtet[2]). Es ist aber leicht möglich, daß hier die Quellung des Protoplasmas, die zur Abhebung der Kutikula führt, nicht durch das intensive sichtbare Licht, sondern durch die im Sonnenlicht enthaltenen ultravioletten Strahlen, die bis etwa zu 300 $\mu\mu$ Wellenlänge vom Glase durchgelassen werden, hervorgerufen ist.

Wenn nun Klemm am Schluß seiner Betrachtung sagt: Ein wesentlicher Unterschied zwischen den durch Licht und Wärme in extremen Graden hervorgerufenen Erscheinungen beruht darauf, daß durch Licht niemals so intensive Massenbewegungen herbeigeführt werden, auch nicht bei plötzlicher Einwirkung, wie dies bei plötzlichem Temperaturwechsel geschieht, so können diese Unterschiede für Licht von 280 $\mu\mu$ Wellenlänge nicht geltend gemacht werden[3]); denn die Vakuolisierung, Kontraktionserscheinungen, Plasmaballungen und Aufquellen der Spirogyrenbänder sind als Massenbewegungen anzusehen. Bei ganz starken Intensitäten des Lichts der Magnesiumlinie treten diese Erscheinungen allerdings zurück, die Wirkung, die das Plasma erstarren läßt und dadurch die Massenbewegung aufhält, tritt mehr hervor. Diese Intensitäten

---

[1]) Pringsheim, l. c. p. 357.
[2]) Pringsheim, l. c. p. 335.
[3]) Klemm, l. c. p. 647.

wirken aber wiederum schnell tötend auf das Plasma. Es geht aus alledem hervor, daß der heftige, durch das Licht von 280 $\mu\mu$ Wellenlänge ausgeübte Reiz anderen Reizqualitäten, wie z. B. der chemischen oder thermischen, gleichgestellt werden kann.

Hertel versucht nun auch in seiner Arbeit eine Erklärung für die Vorgänge bei der Wirkung des Lichts von 280 $\mu\mu$ Wellenlänge zu gewinnen[1]. Er verweist zunächst auf seine Versuche mit *Elodea* und grünen Paramäcien, bei welchen Objekten die Wirkung der Strahlen im Dunkeln schneller eintrat als im Hellen. Er nimmt an, daß der im Lichte bei der Assimilation abgespaltene Sauerstoff die schädigende Wirkung der Strahlen aufhält, daß also die Strahlen O entziehend auf die Pflanzenzellen wirken. Seine Annahme wird gestützt durch die starke Reduktionswirkung, die diese Strahlen auf Silbernitrat und Nylanderlösung ausüben. Ferner konnte er die durch den Einfluß der Strahlen eintretende Reduktion des Blutes spektroskopisch nachweisen; denn bei seinen Versuchen ließ sich einwandfrei ein Verschwinden der vorher gut sichtbaren charakteristischen Oxyhämoglobinlinien konstatieren. Wenn er Paramäcien in Wasser überführte, das *Ferrum hydrogenio reductum* enthielt, so zeigten die Tierchen nicht selten Absterbeerscheinungen, die entschieden eine gewisse Ähnlichkeit hatten mit den durch die Bestrahlung hervorgerufenen. Und schließlich sagt Hertel: Alles in allem scheint mir jedenfalfs nichts gegen die Annahme einer Reduktionswirkung der Strahlen auch auf die Zellen zu sprechen.

Einwirkung des Lichts von 280 $\mu\mu$ Wellenlänge auf die Keimung der Sporen von Mucor stolonifer und das Wachstum der Hyphen.

Einleitung.

Die Wachstums- und Gestaltungsvorgänge der meisten Pflanzen werden in erheblichem Maße durch die Beleuchtung beeinflußt. Wie durch Verdunklung eine Begünstigung des Wachsens, so kann durch genügende Steigerung der Lichtintensität eine Hemmung bewirkt werden. Wir wissen, daß die verschiedenen Strahlengattungen physiologisch ungleichwertig sind. Gerade auf dem Gehalt an blau-ultravioletten Strahlen beruht die hemmende und tötliche Wirkung, die das gemischte Licht auf Bakterien und bei genügender Lichtkonzentration auf alle Pflanzen ausübt[2]. Bei den Untersuchungen der verschiedenen Spektralbezirke auf das Wachstum zerlegte man das weiße Licht meist durch farbige Gläser oder Lösungen in einen rot-gelben und blau-ultravioletten Teil. Da als Lichtquelle in den häufigsten Fällen das an ultravioletten Strahlen verhältnismäßig reiche Sonnenlicht benutzt wurde, so waren bei Versuchen mit blau-ultraviolettem Licht die unsichtbaren Strahlen wahrscheinlich erheblich an dem Ergebnis beteiligt. Auf die

[1]) Hertel, l. c. p. 32—37.
[2]) Pfeffer, Pflanzenphysiologie. II. p. 117.

Methode, wie man dann die Wirkung der letzteren Strahlengattung kennen zu lernen suchte, habe ich in der Einleitung hingewiesen. Die Wirkung anderer unsichtbarer Strahlenarten auf das Wachstum, wie z. B. Röntgen- und Radiumstrahlen, ist in letzter Zeit häufiger Gegenstand der Untersuchung gewesen. Durch X-Strahlen konnte Lopriore die Keimung von Pollenkörnern verhindern.[1] Körnicke fand, daß die Röntgen- und Radiumstrahlen auf die Keimung der Samen von *Vicia Faba* und auf das Wurzelwachstum stark hemmend wirken.[2]

Um nun speziell die Einwirkung des Lichtes von 280 $\mu\mu$ auf das Wachstum zu prüfen, konnte ich mich nicht größerer mehrzelliger Objekte, wie z. B. der Wurzelkeimlinge von *Vicia* bedienen, da der Beleuchtungsapparat ein zu kleines Bestrahlungsfeld gibt. Auch dringen die Strahlen von so kurzer Wellenlänge in einen so vielzelligen Organismus nicht tief ein; denn wie die Versuche über die Durchlässigkeit der einzelnen Zellelemente zeigen, sind Kutikula und Membran relativ sehr undurchlässig für diese Strahlen. Die Einwirkung würde sich also nur auf wenige Zellschichten der den Strahlen zugekehrten Seite des Organismus erstrecken, und wir würden im allgemeinen kein richtiges Bild von dem Einfluß des benutzten Lichtes auf das Wachstum des ganzen Organismus erhalten.

Als Versuchsobjekt nahm ich *Mucor stolonifer*, da hier zugleich die komplizierteren Verhältnisse chlorophyllhaltiger Pflanzen ausgeschlossen sind.

Die Einwirkung verschiedener Spektralbezirke auf das Wachstum der Pilze ist häufig untersucht worden.

Brefeld fand, daß besonders die blauen Strahlen bei der Entwickelung des Hutes bei *Coprinus* und für die Ausbildung der Sporangien von *Pilolobus* von Einfluß sind[3]. Bei denselben Objekten untersuchte Gräntz auch die Beziehungen der ultravioletten Strahlen zur Fruktifikation[4]. Die Kulturen befanden sich in Kästen, in deren Vorderwandungen mit Chininsulfatlösung gefüllte Flaschen eingefügt waren. Die Fruchtträger entwickelten sich auch hier normal und fruktifizierten üppig.

Dieselbe Beobachtung machte Lendener bei *Mucor flavidus*. Er sagt: La suppression des rayons ultraviolets ne montre pas de différence, les cultures se comportant comme en pleine lumière![5]

Bei seinen Versuchen über die Einwirkung verschiedener Spektralbezirke auf die Synthese der Schimmelpilze versuchte Elfving ebenfalls, durch Ausschaltung der im Sonnenlicht enthaltenen ultravioletten Strahlen Aufschluß über ihre Wirksamkeit zu erhalten.[6] Kulturen von *Briaraea* in 2 % Apfelsäure setzte

---

[1]) Lopriore, G., Azione dei raggi sul protoplasma della cellula vegetale vivente: cit. n. Körnicke, Wirkung von Röntgenstrahlen auf Keimung und Wachstum. (Bericht. d. deustch bot. Gesellschaft. 22, p. 149.)

[2]) l. c. p. 155.

[3]) Brefeld, Unters. über Schimmelpilze. IV. 1881. p. 77.

[4]) Gräntz, Einfluß d. Lichts auf d. Entwickelung einig. Pilze. Dissertation. Leipzig 1898. p. 19.

[5]) Lendener, Annal. des scien. naturel. Sér. VIII. T. 3. 1897. p. 16.

[6]) Elfving, Einwirkung d. Lichts a. d. Pilze. p. 45.

er unter doppelwandigen Glocken, von denen die einen Wasser, die andern Chininsulfatlösung enthielten, 7 Tage lang intensivem Sonnenlicht aus und bestimmte dann das Trockengewicht der Kulturen. Die Ausschaltung der ultravioletten Strahlen hatte hierbei die Ernte um das Zehnfache erhöht.

Genau messende Untersuchungen über das Wachstum der Pilzhyphen im Licht verschiedener Spektralbezirke hat Vines geliefert[1]). Er beleuchtete und verdunkelte die wachsenden Hyphen abwechselnd und stellte fest, daß die Strahlen größerer Brechbarkeit das Wachstum hemmen, die Strahlen geringerer Brechbarkeit aber wie Dunkelheit wirkten. Dabei zeigt sich eine Nachwirkung insofern, als die Wachstumsgeschwindigkeit während der Dunkelheit geringer ausfällt, wenn eine Lichtzeit vorangegangen ist.

Bei allen diesen Versuchen waren die Pilze Intensitäten ausgesetzt, unter denen sie sich immer noch, wenn auch manchmal nur kümmerlich, fortentwickeln konnten.

Über gänzliche Abtötung der Pilze sind nur Versuche mit dem Sonnenlicht gemacht worden. De Bary beobachtete im direkten Sonnenlicht bei *Peronospora infestans* nie eine Entwickelung.

Bei längerer Besonnung werden nach Elfving *Aspergillus glaucus* und nach Laurent die Sporen von *Ustilago carbo* getötet.[2])

Die schädigende Wirkung der Wärmestrahlen ist hierbei nicht berücksichtigt worden. Sie waren bei der Schädigung aber wohl beteiligt, da nach Hilbrig bei einigen Schimmelpilzen Temperaturen von 34° C schon sehr wirksam sind.[3]) Von diesem störenden Nebenumstand ist das Licht der Magnesiumlinie frei, und wir haben es daher hier mit einer reinen Lichtwirkung zu tun.

Zu den Versuchen wurden die in der Einleitung Seite 36 beschriebenen Gaskammern benutzt. Ich wandte sie so an, daß der Glasboden dem Objektiv zugekehrt und der aufschraubbare Deckel nach unten gerichtet war. Die Objekte waren in einem an der Glasplatte hängenden Tropfen verdünnten Pflaumendekokts ausgebreitet; durch seitliche Röhren wurde Wasser in die Kammern getan, um die Verdunstung zu verhüten. Es wurde darauf geachtet, daß bei den Bestrahlungen sich stets genau die gleiche Menge destillierten Wassers über dem Quarzdeckel befand. Durch Rühren mit dem Platindraht wurden die Sporen in verdünntem Pflaumendekokt zunächst möglichst gleichmäßig verteilt und dann ein Tropfen auf die Glasplatte der Gaskammern übertragen. Im hängenden Tropfen dürfen die Sporen nie übereinanderliegen, da durch darunterliegende Sporen die oberen von der Bestrahlung ausgeschlossen werden und das Resultat wertlos wird.

Keimung.

Im intensiven Licht (Sonnenlicht im Sommer) unterbleibt die Keimung bei *Aspergillus glaucus*. Die Sporen sind aber auch

---

[1]) Vines, Arbeit d. Inst. Würzburg. 1878. Bd. 2.
[2]) cit. n. Pfeffer, Pflanzenphysiologie. II. p. 318.
[3]) Hilbrig, Über d. Einfluß supramaximaler Temperatur auf d. Wachstum der Pflanzen. Dissertation. Leipzig 1900.

nach viertägiger Insolation noch nicht getötet.[1]) Durch Licht von 280 $\mu\mu$ waren die Sporen von *Aspergillus* im hängenden Tropfen bei der Intensität 2,4 Amp. schon nach 14 Minuten getötet. 16 Minuten mit dieser Intensität bestrahlt keimten auch die Mukorsporen nicht mehr. Es fragt sich nun, wie schwächere Intensitäten die Keimung beeinflussen.

Ich ließ z. B. 2,4 Amp. diffus verschieden lange auf die eben in den hängenden Tropfen übertragenen Sporen einwirken. Die Keimung der bestrahlten Sporen trat je nach der Intensität und Dauer der Bestrahlung erheblich später ein als die der nicht bestrahlten, die ungefähr $3^1/_2$ Stunden nach der Aussaat unter konstanten Verhältnissen keimten. Für 30, 60 und 90 Minuten Bestrahlungsdauer erhielt ich folgende Resultate:

Die Aufzeichnungen in den Tabellen setzen mit dem Beginn der Keimung in den Kontrollkulturen ein. Die Zahl der gekeimten Sporen ist nach je 30 Minuten beobachtet und in Prozenten angegeben. Die fortlaufenden Ziffern zeigen halbe Stunden an. In der ersten Zeile der Tabellen ist die Anzahl der gekeimten Sporen in den bestrahlten Kulturen, in der zweiten Zeile die der Kontrollkulturen angegeben:

Dauer der Bestrahlung mit 2,4 Amp. (gleich nach der Aussaat bestrahlt)	Halbstunden	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
I. 30 Minuten.	Bestrahlte Sporen in %				5	19	27	42	60	79	87	94					
	Kontrolle in %	7	20	57	75	86	93										
II. 60 Minuten.	Bestrahlte Sporen in %					3	12	26	31	42	57	73	84	91			
	Kontrolle in %	23	45	63	80	85	97										
III. 90 Minuten.	Bestrahlte Sporen in %							2	3	5	10	25	32	40	59	74	85
	Kontrolle in %	10	25	40	50	65	90	100									

Bei den Versuchen wurde also durch das ultraviolette Licht die Keimung stark verzögert. In Versuch I keimte die Hauptmenge der Sporen ungefähr $2^1/_2$ Stunden später als die Kontrolle, in Versuch II $3^1/_2$ Stunden und in Versuch III 5 Stunden später. Bei 120 Minuten Dauer der Bestrahlung waren noch am nächsten Tage über 30 % nicht gekeimt und zusammengeschrumpft.

Kurz vor der Keimung sind die Sporen empfindlicher gegen das Licht. Bestrahle ich sie erst 3 Stunden nach der Aussaat, so

[1]) Elfving, l. c. p. 105.

wurde die Keimung bei 30 Minuten langer Bestrahlung mit 2,4 Amp. diffus, derselben Intensität wie in Versuch I, um 3—4 Stunden verzögert:

		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
IV. 30 Minuten bestrahlt kurz vor der Keimung.	Bestrahlte Sporen in %						10	20	25	30	33	42	70	93			
	Kontrolle in %	8	40	51	63	75	88	100									

Auch bei stärkeren Intensitäten kam diese größere Empfindlichkeit kurz vor der Keimung zur Geltung. Die Sporen keimten z. B. dann nicht mehr, wenn sie mit 2,4 Amp. (Brennpunkt) nur 10 Minuten lang bestrahlt wurden. Der Grund für die größere Empfindlichkeit der Sporen kurz vor der Keimung liegt wohl in Folgendem. Die eben ausgesäten Sporen sind klein und sehr undurchlässig. Die Absorption der Strahlen findet besonders an den ersten getroffenen Schichten statt, und die darüberliegenden Sporenteile werden geschützt. Die gequollenen dagegen bieten dem Licht eine größere Fläche dar und sind durchlässiger, so daß die Strahlen auf alle Teile mehr einwirken können. Schwächere Intensitäten als 2 Amp. diffus lassen bei Bestrahlungsdauer unter 30 Minuten keine hemmende Wirkung mehr erkennen, doch wird dieselbe bei längerer Bestrahlung wieder bemerkbar. Bei 60 Minuten Bestrahlung mit 1,9 Amp. diffus wird die Keimung um etwa 2 Stunden wieder verzögert. Bei 1,7 Amp. diffus mußte 90 Minuten bestrahlt werden, um überhaupt eine merkliche Wirkung zu erzielen. Eine Förderung der Keimung durch das ultraviolette Licht habe ich nie bemerkt.

War die Keimung der Sporen von *Mucor stolonifer* durch die schädigende Wirkung des ultravioletten Lichts verzögert, so zeigten die nun hervorwachsenden Hyphen stets normales Wachstum.

Wachstum der Hyphen.

Auf die Hyphen von *Mucor stolonifer* wirken aber schon viel geringere Intensitäten der ultravioletten Strahlen als auf die Sporen schädigend.

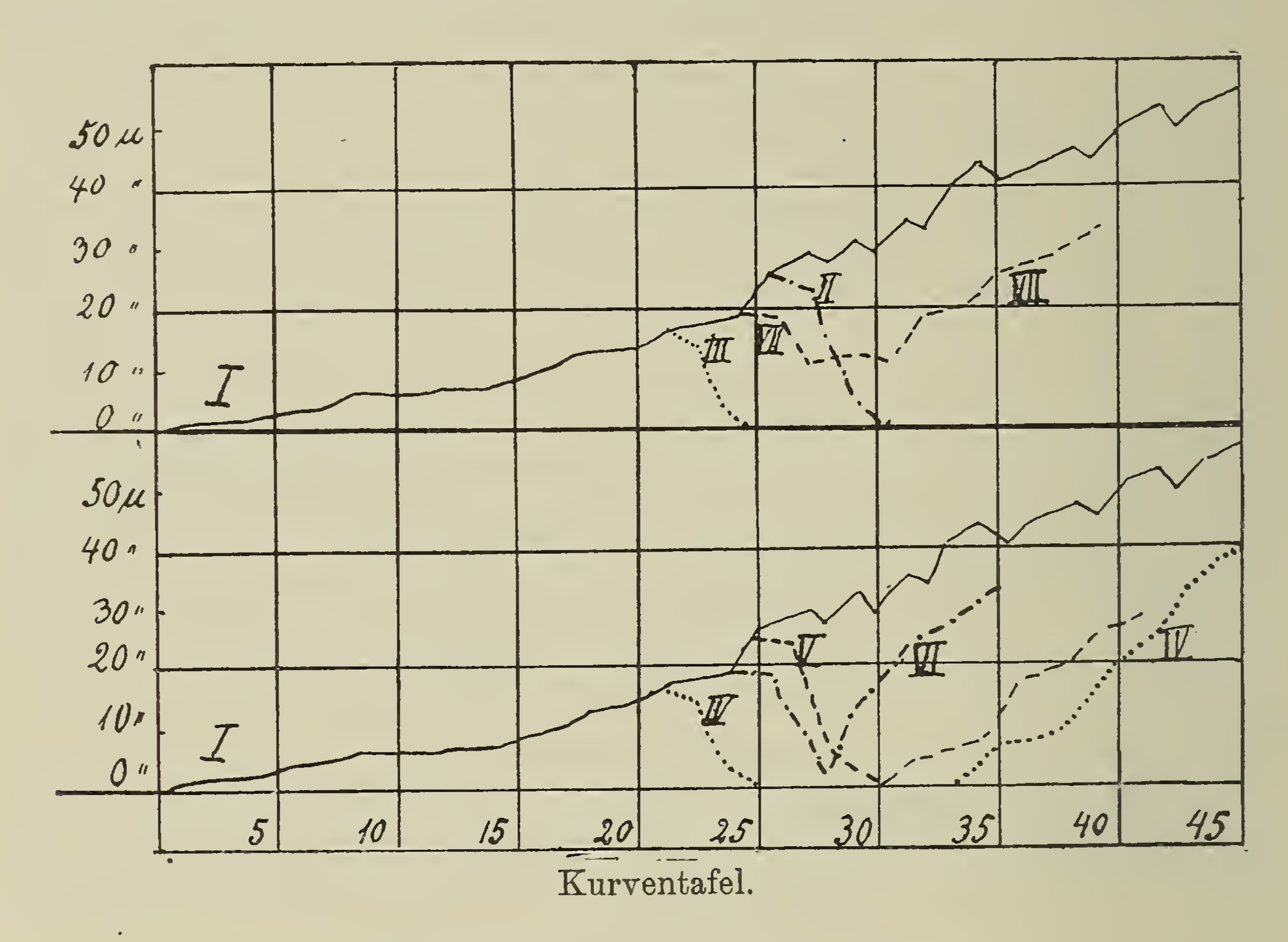
Bei den Untersuchungen über das Wachstum der Hyphen habe ich mit der Bestrahlung immer erst begonnen, wenn die Hyphen der Kultur durchschnittlich 150—200 μ lang waren.

Wenn ich die Hyphen mit 2,4 Amp. diffus einige Minuten lang bestrahlte, so zeigten sie bald nach der Bestrahlung kein Längenwachstum mehr. Die Hyphenenden schwollen an, und je nach der Dauer der Bestrahlung wurde das Wachstum nach verschieden langer Sistierungszeit wieder aufgenommen. Es machte sich also eine sehr starke Nachwirkung geltend. Um diese Erscheinungen näher zu studieren, wählte ich für die folgenden Versuche eine etwas schwächere Intensität, 2,1 Amp. diffus.

Zunächst orientierte ich mich über den Verlauf des Wachstums der Mukorhyphen, wenn sie unter möglichst konstanten Bedingungen

in der feuchten Kammer gehalten wurden. Die Temperatur des Zimmers war 22° C. Die Objekte wurden ständig auch während der Bestrahlung durch die seitlich vom Beleuchtungsapparat stehende Glühlampe beleuchtet.

Für die ersten zehn Stunden — so lange nur beobachtete ich die wachsenden Hyphen — zeigten dieselben eine stete Steigerung der Wachstumsgeschwindigkeit. Dieselbe Beobachtung hat Vines bei *Phycomyces nitens* gemacht, der aber die Messung weiter ausdehnte.[1]) Er fand eine Steigerung der Wachstumsgeschwindigkeit bis zur Erreichung eines Maximums, das dann mit geringfügigen Schwankungen einige Zeit hindurch beibehalten wird. Die Steigerung konnte ich bei allen Hyphen beobachten. Sie zeigen



Kurventafel.

aber oft ganz erhebliche Abweichungen in der Wachstumsgeschwindigkeit voneinander. Es wurden daher, um einen brauchbaren Mittelwert zu erhalten, eine große Zahl von Beobachtungen gemacht. Die Ergebnisse der Messungen sind zur besseren Übersicht und zum Vergleich mit dem Wachstumsverlauf bei den bestrahlten Hyphen in Kurven dargestellt (s. Tafel). In der Normalkurve I ist auch das Wachstum der für jeden Versuch meist mehrfach angesetzten Kontrollkulturen berücksichtigt.

In der Tafel geben die Zahlen von 5—45 Viertelstunden, die Bezeichnungen 10 μ, 20 μ etc., die an den Horizontalen stehen, die Zuwachsgrößen an.

Bei einer Bestrahlung mit 2,1 Amp. diffus wird das Wachstum der Hyphen sogleich in der ersten Viertelstunde deutlich verzögert. In der zweiten Viertelstunde aber ist die Verzögerung sehr viel stärker, und nach 34 Minuten zeigen die Hyphen kein

[1]) Vines, Arbeiten d. bot. Instituts z. Würzburg. Bd. 2. 1878. p. 136.

Wachstum mehr (Kurve III). Nur 20 oder 25 Minuten bestrahlt wachsen die Hyphen noch ein wenig weiter, und erst nach 10—20 Minuten nach der Bestrahlung wird das Wachstum ganz eingestellt und nach etwa 5—7 Stunden erst wieder aufgenommen. 15 Minuten der gleich intensiven Bestrahlung ausgesetzt ist die Wachstumshemmung gleich zuerst wieder deutlich wie in den vorigen Versuchen, wird aber nach der Bestrahlung in der zweiten Viertelstunde noch viel stärker, so daß die Wachstumskurve IV für diesen Versuch einen ähnlichen Verlauf zeigt wie Kurve III, wo die Hyphen bis zur Sistierung bestrahlt wurden. Das Wachstum hört aber hier erst 35—40 Minuten nach der Bestrahlung ganz auf. Nach einer Ruhepause von 1½—2 Stunden wird es wieder aufgenommen. Die Hyphen zeigen dann ein verhältnismäßig schnelles Zunehmen der Zuwachsgrößen.

Die erhebliche Nachwirkung, die wir in diesem Versuche durch die Bestrahlung herbeigeführt sehen, tritt auch bei Bestrahlungen von viel kürzerer Dauer noch deutlich hervor. 5, 2½ und 1 Minute mit 2,1 Amp. diffus bestrahlt, tritt die Wachstumssistierung der Mycelfäden zwar nicht mehr so allgemein und deutlich auf, aber eine stark schädigende Wirkung des ultravioletten Lichts ist auch dann noch zu beobachten. Bei 5 und 2½ Minuten Belichtungsdauer (Kurven V und VI) sehen wir sogar in der ersten Viertelstunde nach der Bestrahlung nicht einmal ein Abnehmen der Zuwachsgrößen, dann aber folgt auch hier das schnelle Zurückgehen des Wachstums, wie Kurve IV für 15 Minuten lange Bestrahlung es zeigt. Bei den meisten Hyphen, bei 5 Minuten Bestrahlung fast bei allen, ist dann etwa 60 Minuten später 5—10 Minuten lang kein Längenwachstum zu beobachten. Außerordentlich schädigend wirkt das Licht von 280 $\mu\mu$ bei dieser Intensität auch noch bei einer Einwirkung von nur einer Minute. Sistiert wird das Wachstum hier aber nicht mehr, sondern die Hyphen zeigen nur eine Zeitlang eine geringere Wachstumsgeschwindigkeit (Kurve VII). Nach etwa 90 Minuten ist die Schädigung überwunden und die Wachstumstätigkeit wird wieder lebhafter.

Bei schwächeren Intensitäten treten dieselben Hemmungserscheinungen hervor, wenn demgemäß die Dauer der Bestrahlung verlängert wird. So gelingt es bei 1,7 Amp. diffus erst nach 68 Minuten das Wachstum zu sistieren (Kurve II); auch die schwächsten Intensitäten, die ich anwendete, erwiesen sich als schädlich für die Hyphen. Wenn ich die Objekte bestrahlte und verdunkelte in ¼ oder ½ stündigem Wechsel, wie Vines und Stameroff[1]) operierten, so trat bei allen Versuchen auch hier Verzögerung und Sistierung ein, eine fördernde Wirkung konnte ich nie beobachten.

Die wachstumshemmende Wirkung des ultravioletten Lichts läßt sich aus diesen Versuchen deutlich erkennen. Das Wachstum wird nicht nur unter dauernder Bestrahlung eingestellt, sondern auch wenn das Licht nur kurze Zeit einwirkte. Auffallend ist es, daß das Wachstum bei verschiedener Dauer der Bestrahlung ziemlich

[1]) Stameroff, Flora. Bd. 83. 1897.

gleichmäßig verzögert wird. Das tritt auch in den Kurven deutlich hervor. Mögen die Hyphen nur 1′, $2^1/_2$′ etc. oder bis zur Sistierung bestrahlt werden, so ist bei der gleichen Intensität 2,1 Amp. diffus das Wachstumsminimum stets in 35—75 Minuten erreicht. Bei allen dargestellten Versuchen ist die Schädigung zuerst nicht so stark, und erst nach einiger Zeit nimmt das Wachstum rapider ab. Nicht nur bei den Kurven II und III, wo die Hyphen bis zur Sistierung bestrahlt wurden, sondern auch in Kurve IV (15 Minuten bestrahlt), sehen wir ein steileres Abfallen der Wachstumskurve erst nach der Bestrahlung. Ja, bei den Bestrahlungszeiten von 1, $2^1/_2$ und 5 Minuten behalten die Hyphen in der ersten Viertelstunde nach der Bestrahlung ihre Wachstumsgeschwindigkeit bei, und dann erst geht das Wachstum schnell zurück. Die verschiedene Dauer der Bestrahlung macht sich nur in der Länge der Sistierungszeit oder einer Abnahme der Wachstumsgeschwindigkeit geltend.

Nach dem Stillstand wird das Wachstum ziemlich schnell und gleichmäßig aufgenommen, wie auch die Kurven zeigen. Bei den Wachstumskurven der bestrahlten Hyphen treten dann nicht so erhebliche Schwankungen auf wie in der Normalkurve I.

Im Anschluß hieran möchte ich die Beobachtungen Körnickes über die Wirkung von Röntgenstrahlen auf Wurzelkeimlinge anführen. Er sagt: Nach der Bestrahlung ist zunächst nichts von einer Wachstumshemmung zu bemerken, ja es scheint sogar eine Wachstumsbeschleunigung auf die Bestrahlung zu erfolgen. Die Hemmung tritt immer erst einige Zeit nach der Bestrahlung ein.[1])

Verschiedene Einflüsse, wie z. B. Sauerstoffwegnahme, Wasserentziehung, hohe und niedere Temperatur, können das Wachstum zum Stillstand bringen und dann auf kurze Zeit noch ertragen werden, ohne sogleich tödlich zu wirken. Bei stärkeren Intensitäten konnte ich kein Intervall zwischen Sistierung und Abtötung der Hyphen beobachten, aber vielleicht wirkte hier schon ein geringes Überschreiten des Sistierungspunktes tödlich. Dasselbe Resultat erhielt ich jedoch auch bei der Bestrahlung mit schwächeren Intensitäten wie 2,1, 1,7, 1,5 Amp. diffus, die erst nach längerer Zeit Wachstumsstillstand bewirkten. Die Hyphen wurden nach je 5 Minuten gemessen und die Bestrahlung unterbrochen, wenn zwei Messungen dieselben Längenwerte ergaben. Das Längenwachstum wurde bei

2,4 Amp.	diffus	nach 17	Minuten,	1,7 Amp.	diffus	nach 69	Minuten
2,1 „	„	„ 34	„	1,5 „	„	„ 120	„

eingestellt.

Auch nach mehreren Tagen hatten diese Hyphen das Wachstum nicht fortgesetzt. Sie zeigten eine grobmaschige Plasmastruktur und die Enden stumpf abgerundet. Das Leben in den Sporen war aber durch diese Bestrahlung noch nicht vernichtet, aus ihnen treten neue Hyphen hervor. Die sistierten Hyphen heben sich aber durch Plasmastruktur und größere Breite gegen die neugebildeten deutlich ab.

---

[1]) Körnicke, l. c. p. 155.

Die Veränderung der Plasmastruktur und der Form der Hyphen wird bei allen Bestrahlungen sichtbar. Bei starker Intensität, z. B. 2,1 Amp (Brennpunkt), kontrahiert sich das Plasma der Hyphen sofort sehr stark, und lange Vakuolen wechseln mit Plasmapfropfen ab. Aber auch bei Intensitäten, die nicht so schnell auf die Hyphen tötlich wirken, wird bei längerer Dauer während der Bestrahlung, bei kürzerer nach derselben die Schädigung stets auch durch Veränderung des Plasmas und der Hyphenform sichtbar. Das Plasma verliert die feinkörnige Struktur, es bilden sich viele Vakuolen, und schließlich durchzieht es in vielen Querleisten die Zelle, und seine Struktur erscheint maschig-netzförmig. Dieselben Strukturveränderungen beobachtete auch Schröter, besonders bei starker Beleuchtung der Mukorhyphen mit Gasglühlicht.[1]) — Die bestrahlten Hyphen verbreitern sich meist auf das Doppelte der normal wachsenden, runden sich an den Enden ab und schwellen dort kugel- oder keulenförmig an. Diese Formveränderungen gehen oft erst 30 Minuten nach der Bestrahlung vor sich. Dann tritt, sofern die Hyphe nicht zu lange bestrahlt wurde, nach einer Zeit, die je nach Dauer und Intensität der Bestrahlung verschieden ist, eine kleine mit hellweißer Plasmamasse erfüllte Spitze aus der breiten, runden Endanschwellung der bestrahlten Hyphe hervor. Diese nimmt dann in der von den Kurven bezeichneten Weise das Wachstum wieder auf. Die maschige Plasmastruktur und die größere Breite behält der bestrahlte Hyphenteil bei.

Bei einigen der sistierten Hyphen platzten die Endanschwellungen während des Wachstumsstillstandes; seltener waren die Hyphen dicht hinter der Spore geplatzt. Der Inhalt war dann in dicken Plasmaklumpen ausgetreten. Hauptsächlich an diesen beiden Stellen wachsen, nachdem der Stillstand überwunden ist, die neuen Hyphen hervor.

Was nun das Platzen und Anschwellen der Pilzhyphen betrifft, so sehen wir es auch bei vielen anderen Einflüssen eintreten. Jede Ursache, sagt Pantanelli, die das Wachstum zum Stillstand bringt, kann auch ein Platzen der Zelle bewirken. Im allgemeinen pflegen jene Mittel, die die Permeabilität der Plasmamembran steigern, das Platzen zu fördern, indem die äußere Flüssigkeit in die Zelle eindringt, dort den Druck vermehrt und die Explosion bewirkt. Als begleitendes Phänomen bei jeder Wachstumshemmung führt er die passive Erweiterung der Spitze bei Pilzhyphen und Pollenschläuchen an.[2])

Das Bild, das sich nach diesen Versuchen von dem Einfluß der Strahlen von 280 $\mu\mu$ Wellenlänge auf Sporen und Mycelfäden von *Mucor stolonifer* bietet, ist folgendes:

Das Licht wirkt auf die Keimung der Sporen und das Wachstum der Hyphen stark hemmend ein.

---

[1]) Schröter, Über Protoplasmaströmung bei Mucorineen. (Flora. Ergänzungsband. 1905. p. 12.)

[2]) Pantanelli, Enrico, Contribuzioni a la meccanica dell' accrescimento. (Ann. di Bot. II. Roma 1905. Cit. n. Just, Bot. Jahresber. 1907. I. p. 323.)

Die Mycelfäden sind empfindlicher gegen das Licht als die Sporen. Werden die wachsenden Hyphen bis zur völligen Sistierung bestrahlt, so wachsen sie nicht mehr weiter. Bei kürzeren Bestrahlungszeiten machen sich sehr starke Nachwirkungen bemerkbar.

Eine Schädigung durch die Bestrahlung tritt sofort auf. Das Wachstum der Hyphen wird aber oft erst längere Zeit nach der Bestrahlung ganz eingestellt.

Nicht bis zur Sistierung bestrahlt, nehmen die Hyphen das Wachstum nach einer Zeit des Stillstandes wieder auf.

Einwirkung der Strahlen von 280 $\mu\mu$ Wellenlänge auf die Zellteilung von Tradescantia virginica.

Da die ultravioletten Strahlen eine so stark hemmende Wirkung auf das Wachstum der Pilzhyphen ausüben, so wollte ich auch ihre Wirkung auf die Zellvermehrung höherer Pflanzen untersuchen. Ein günstiges Objekt, direkt unter dem Mikroskop die Einwirkung der Strahlen auf Kern und Zellteilung zu verfolgen, gaben die Zellen junger Staubfadenhaare von *Tradescantia virginica.*

Die Einwirkung des Lichts der Magnesiumlinie auf die Zellteilung hat Hertel an befruchteten Seeigeleiern untersucht und gefunden, „daß die verwendeten ultravioletten Strahlen auf die Teilung der Eizelle, gleichgiltig, ob diese sich im ein- oder mehrzelligen Stadium befand, einen ungünstigen Einfluß ausübten. Bestrahlungen von ganz kurzer Dauer und geringer Intensität riefen zum mindesten eine starke Verzögerung des Eintritts der zu erwartenden Furchungsphase im Vergleich zu den Normalzellen hervor.[1]) Eine schädigende Wirkung intensiven Lichts auf die Zellteilung wurde von Lohmann bei *Saccharomyces* beobachtet,[2]) und durch Radiumstrahlen hat Zuelzer die Kernteilung bei Infusorien verhindern können.[3])

Zur Beobachtung nahm ich nur Haarzellen aus frisch abgeschnittenen Knospen, so daß sich noch keinerlei Absterbeerscheinungen geltend machten. Auch wurden nur Haare, die der Seite 45 bezeichneten Altersstufe I entsprechen, gewählt, da gerade bei diesen die Spitzenzellen und auch die proximal gelegenen älteren in lebhafter Teilung sich befinden.

Wenn wir von den ziemlich langdauernden vorbereitenden Kernveränderungen absehen, so zeigen sich die ersten deutlichen Strukturveränderungen der sich teilenden Zelle im Knäuelstadium des Kerns, und darnach geht der eigentliche Kern- und Zellteilungsprozeß ziemlich schnell vor sich, so daß gerade diese Stadien sich zur Beobachtung der Wirkung äußerer Einflüsse gut eignen.

---

[1]) Hertel, Über d. Einw. d. Lichtstrahlen auf den Zellteilungsprozeß. (Zeitschrift f. allg. Physiologie. Bd. 5. 1905. p. 551.)

[2]) Lohmann, Über d. Einfluß intens. Lichtes d. Zellteilung von *Saccharomyces.* Dissertation. Rostock 1896.

[3]) Zuelzer, Über d. Einwirkung von Radiumstrahlen auf Protozoen. (Archiv f. Protistenk. Bd. 5. 1905. p. 366.)

Die Haare wurden mit dem Filament abgetrennt und in 3% Zuckerlösung unter Deckglas beobachtet. Die Zeitdauer, in der die einzelnen Stadien der Zellteilung unter diesen Verhältnissen vom Knäuelstadium an durchlaufen werden, ist dann folgende:

9^{15} h Knäuel.
9^{30} h Mutterstern.
9^{40} h Teilung des Muttersterns vollendet.
9^{55} h Tochtersterne, weiter auseinandergerückt.
10^{10} h Sehr zarte Zellscheidewand gebildet.
10^{20} h Scheidewand vollkommen ausgebildet. Chromosomen noch deutlich.
10^{40} h Chromosomen nicht mehr zu erkennen. Teilung vollendet.

Wie wir schon oben gesehen haben, zieht sich bei Bestrahlung mit stärkeren Intensitäten das Plasma in den jungen Haarzellen an Kern und Zellwände zurück. Durch die entstehenden Vakuolen werden z. B. auseinandergerückte Tochterkerne wieder zusammengedrückt, oder eine Vakuole, die zwischen den eben getrennten Tochtersternen auftritt, drängt sie auseinander nach den Ouerwänden der Zelle. Eine Fortsetzung der Teilung findet dann nicht mehr statt. Um den Verlauf des Zellteilungsprozesses unter der Einwirkung des ultravioletten Lichts beobachten zu können, mußte ich zu bedeutend schwächeren Intensitäten übergehen, wie ich sie zur Bestrahlung der Pilzhyphen angewendet hatte. Im folgenden gebe ich einige typische Protokolle wieder. In ihnen sind die Zeiten, in denen die Objekte bestrahlt wurden, durch eine Klammer bezeichnet. Wo sich Angaben über die Plasmaströmung in den Protokollen finden, da ist dieselbe stets an den nächstgelegenen älteren Zellen beobachtet, da die in Teilung befindlichen Zellen dieselbe nicht zeigen.

1. Versuch mit sehr schwacher Intensität im primären Strom, 1,7 Amp. diffus. Bestrahlungsdauer 30 Minuten, von 10^{20} h—10^{50} h.

10 h Zelle a. Mutterstern, b. Knäuelstadium.
10^{10} h a. Teilung des Muttersterns. b. Umwandlung in den Mutterstern.
10^{20} h a. Tochtersterne auseinandergerückt.
b. Teilung des Muttersterns. Beginn der Bestrahlung.
10^{30} h a. Zellplatte gebildet. Chromosomen noch zu unterscheiden.
b. Tochtersterne getrennt.
10^{40} h a. Zellscheidewand gebildet. Chromosomen undeutlich.
b. Tochtersterne nicht weiter auseinandergerückt.
10^{50} h a. Kerne abgerundet. Chromosomen nicht mehr zu erkennen.
b. Tochtersterne nicht weiter auseinandergerückt. Schluß der Bestrahlung. Plasmaströmung in den Nachbarzellen nicht sistiert.

11 h b. Tochtersterne nicht weiter auseinandergerückt.
11^{20} h b. Zarte Scheidewand gebildet. Chromosomen noch zu unterscheiden.
11^{35} h b. Kerne abgerundet. Chromosomen undeutlich.

Die Zelle a, in der die eigentliche Kernteilung schon vor sich gegangen ist als die Bestrahlung einsetzt, bildet die Zellscheidewand in normaler Zeit aus. Die Trennung der Tochtersterne geht auch bei b noch unter der Bestrahlung vor sich, dann aber tritt bei weiterer Bestrahlung Stillstand ein, obwohl die Plasmaströmung in den Nachbarzellen nicht sistiert ist. Das Plasma nimmt aber bald wieder seine Tätigkeit auf; die Zellscheidewand wird mit etwa 30 Minuten Verzögerung gegen die normale Zeit ausgebildet, und zugleich gehen die Tochtersterne zum Ruhestadium über.

Wurde mit der gleichen Intensität kürzere Zeit nur etwa 15 Minuten oder weniger bestrahlt, so verlief der Teilungsprozeß stets ohne merkliche Schädigung in normaler Zeit, in welcher Teilungsphase ich auch die Bestrahlung beginnen ließ. Bei schwächeren Intensitäten als 1,7 Amp. diffus tritt die Schädigung erst wieder deutlicher hervor, wenn wir demgemäß längere Zeit bestrahlen. Bei vielen Beobachtungen war mir aufgefallen, daß wohl der Mutterstern sich während der Bestrahlung in die Tochtersterne trennte, ohne daß diese dann weiter auseinanderrückten. Auch ließ oft, wenn die Tochterkerne schon die runde Form ruhender Kerne angenommen hatten, sich besonders eine Verzögerung in der Bildung der Zellscheidewand erkennen. Ich richtete daher mein Augenmerk auf das Verhältnis, in dem Kern und Cytoplasma von den ultravioletten Strahlen beeinflußt werden. Im folgenden will ich einige Protokolle, die besonders für diese Frage in Betracht kommen wiedergeben.

2. Versuch mit etwas stärkerer Intensität als in 1. 2,1 Amp. im primären Strom, diffus. Bestrahlungsdauer 30 Minuten von 8^{10} h — 8^{40} h.

8 h Zelle a. Teilung des Muttersterns.
{ 8^{10} h Tochtersterne getrennt.
{ 8^{30} h Tochtersterne auseinandergerückt.
{ 8^{40} h Tochtersterne nicht weiter auseinandergerückt. Es treten größere Vakuolen auf. Kerne dadurch wieder zusammengedrängt.
9 h a. unverändert, Plasmaströmung in den Nachbarzellen deutlich.
9^{20} h Vakuolen kleiner. Kerne etwas auseinandergerückt.
Dichte Plasmamassen haben sich zwischen sie geschoben.
9^{30} h Ein Kern abgerundet, in dem andern sind noch undeutlich Chromosomen zu unterscheiden. Breites Plasmaband zwischen ihnen quer durch die Zelle.
10 h Wandbildung nicht weiter fortgeschritten.
Kerne haben ihre Lage zueinander geändert.

12 h	Plasma jetzt regelmäßiger über die Zelle verteilt. Beide Kerne abgerundet. Chromosomen nicht mehr zu erkennen. (Fig. 8, Taf. II.) Wandbildung nicht weiter fortgeschritten.
2 h	Kerne haben ihre Lage zueinander verändert. Keine Scheidewand.
5 h	Unverändert. Plasmaströmung in den Nachbarzellen deutlich.

Die Zellteilung wird hier nicht nur eine Zeit lang sistiert, sondern ganz verhindert; denn auch am Tage nach der Beobachtung hatte sich keine Zellscheidewand gebildet, und die Zellen waren abgestorben. Gleich nach dem Zurückgehen der Vakuolen sehen wir einen Kern sich abrunden, während der andere erst später in das Ruhestadium übergeht. Das Plasma lebt nach einer Erholungszeit wieder auf, was daraus zu ersehen ist, daß es sich wieder gleichmäßiger über die Zelle verteilt und daß die Kerne ihre Lage mehrmals verändern. Zur Membranbildung ist es aber nicht mehr fähig. In den Nachbarzellen hatte die Plasmaströmung während der Beobachtung nicht aufgehört.

Ein ähnliches Resultat lieferte ein anderer Versuch mit etwas stärkerer Intensität, wobei dann demgemäß kürzere Zeit bestrahlt wurde.

3. Versuch. 2,4 Amp. in primären Strom, diffus. Bestrahlungsdauer 10 Minuten von 11^{10} h bis 11^{20} h.

11 h Zelle a.	Tochtersterne gerade getrennt.
11^{10} h	Tochtersterne weiter auseinandergerückt.
11^{20} h	Vakuolen gebildet. Tochtersterne wieder zusammengedrängt. Plasmaströmung in den Nachbarzellen erhalten.
11^{30} h	Unverändert. Chromosomen deutlich.
12 h	Vakuolen klein. Kerne deutlich getrennt voneinander.
1 h	Kerne weiter auseinandergerückt.
2 h	Plasma wieder gleichmäßig über die Zelle verteilt.
3 h	Ein Kern abgerundet; der andere sternförmig, die Chromosomen nach allen Richtungen vom Kernkörperchen ausstrahlend.
3^{30} h	Die Chromosomen des vorher sternförmigen Kerns haben wieder normale Lage angenommen.
4 h	Kern abgerundet. Chromosomen nicht mehr zu zu erkennen. Dichte Plasmamassen zwischen ihnen.
4^{30} h	Zarte Zellscheidewand gebildet.
5 h	Normale Zellscheidewand gebildet.

Auch hier macht sich die schädigende Wirkung der Strahlen in einer erheblichen Verzögerung der Zellteilung geltend. Diese kommt auch darin noch zum Ausdruck, daß der eine Kern nach dem Zurückgehen der Vakuolen noch eine Zeit eine ganz anormale

Lage annimmt. Solche Unregelmäßigkeiten wurden häufig beobachtet, wenn der Zellteilungsprozeß nach dem Stillstand fortgesetzt wurde. Außer unregelmäßiger Lagerung einzelner Chromosomen bestehen sie meist darin, daß die neue Membran nicht quer durch die Zelle ausgebildet wird, sondern oft gebogen oder etwas schräg zur Längsachse der Zelle sich bildet, oder die eine Seite der Wand hat die normale Querrichtung, während die andere schräg zur Längsachse ausgebildet wird, so daß die Scheidewand einen Knick aufweist.

Die Zellwandbildung ist im vorstehenden Versuch um 5 Stunden verzögert. Die Tochtersterne haben sich schon vorher abgerundet und die Form ruhender Kerne angenommen.

Bei allen Versuchen mit gleicher Bestrahlung wie in Versuch 2 und 3 setzten Netz- und Knäuelstadien niemals ihre Teilung fort, sondern der im Knäuel schon differenzierte Kernfaden schien oft nach der Bestrahlung wieder undeutlicher zu werden. Nur bei Bestrahlung von Muttersternstadien, oder wenn die Kernteilung noch weiter vorgeschritten war, bildeten sich, wie wir oben sahen, die getrennten Chromosomen zu zwei Tochterkernen um, wobei dann die Zellscheidewand zuweilen garnicht oder mitunter unregelmäßig ausgebildet wurde.

Den Schluß aber, daß das Plasma empfindlicher gegen das verwendete Licht sei als der Kern, glaube ich aus diesen letzteren Beobachtungen nicht ziehen zu dürfen. Zweifellos wird wie das Plasma auch die Kernsubstanz, die das kurzwellige Licht stark absorbiert, durch die Bestrahlung geschädigt. Doch tritt diese Schädigung zunächst nicht deutlich hervor; denn durch die bei der Bestrahlung auftretende Spannung des Plasmas und durch die Vakuolenbildung wird oft die Lage der Chromosomen und Kerne geändert; und dieselben werden in dieser Lage festgehalten. Wenn aber dann die Spannung des Plasmas nachgelassen und es sich wieder regelmäßig in der Zelle verteilt hat, so setzen Netz- und Knäuelstadien die Teilung niemals fort, sondern scheinen vielmehr zum Ruhestadium zurückzukehren. Bei den weiter fortgeschrittenen Kernteilungsstadien aber sehen wir sofort nach dem Zurückgehen der Spannung im Plasma und der Vakuolenbildung an den Tochtersternen das Bestreben, sich abzurunden und ebensfalls zum Ruhestadium überzugehen. Wir hätten darnach in dieser Umbildung der Tochtersterne zur Form ruhender Kerne nach der Bestrahlung also nicht die normale Vollendung der Kernteilung sondern einen pathologischen Prozeß zu sehen.

Die Beobachtung, daß in Zellen, die während eines vorgeschrittenen Stadiums der Mitose geschädigt wurden, wohl zwei Kerne aber keine Scheidewand gebildet wurden, ist häufig gemacht worden. Daß wir aber in diesen Kernfiguren eine Rückbildungserscheinung zu sehen haben, ist erst von Němec[1]) und O. Nabokisch[2]) ausgesprochen worden.

---

[1]) Němec, Über die Einwirkung d. Chloralhydrats auf die Kern- und Zellteilung. (Jahrb. für wissensch. Botanik. Bd. 39. p. 645.)

[2]) Nabokisch, O., Über anaerobe Zellteilung. (Ber. d. D. bot. Gesellschaft. 22. p. 62.)

Aus den Untersuchungen ersehen wir, daß schon Intensitäten, die der Plasmaströmung nicht merkbar schaden, auf den Zellteilungsvorgang außerordentlich verzögernd wirken. Es erweist sich also das Plasma während des Zellteilungsvorganges empfindlicher als in den nicht in Teilung befindlichen Zellen. In den Versuchen 1, 2 und 3 blieb während und nach der Bestrahlung die Plasmaströmung vollkommen erhalten, während das Plasma der Teilungszellen so starke Schädigung aufwies, daß die Bildung der Zellscheidewand stark verzögert wurde, ja im zweiten Versuch sogar vollständig unterblieb.

Die große Empfindlichkeit der jungen sich teilenden Haarzellen gegen das ultraviolette Licht wird besonders deutlich, wenn wir z. B. die Intensitäten, die hier eine so schwere Schädigung im Zellteilungsvorgang hervorrufen, mit denen, die die Sistierung der Plasmaströmung in den älteren violetten Haarzellen bewirken, vergleichen. Die Hyphen von *Mucor stolonifer* waren allerdings noch empfindlicher.

Figurenerklärung.

Tafel I.

Fig. 1. Querschnitt durch den Zentralzylinder einer Wurzel von *Iris germanica*. Aufgenommen mit ultraviolettem Licht.

Fig. 2. Desgl. Aufgenommen mit weißem Licht.

Fig. 3. Endodermiszelle aus Fig. 1 stark vergrößert. Aufgenommen mit u.-v. Licht.

Fig. 4. Desgl. Aufgenommen mit weißem Licht.

Fig. 5. Querschnitt durch einen Zweig von *Plectranthus fruticosus*. Aufgenommen mit u.-v. Licht.

Fig. 6. Kern einer Staubfadenhaarzelle von *Tradescantia virginica* im Knäuelstadium. Aufgen. mit u.-v. Licht.

Fig. 7. Kernteilung in einer Haarzelle von *Tradesc. virg.* Tochterkerne von einer besonderen Plasmahülle umgeben. Aufgen. mit u.-v. Licht.

Tafel II.

Fig. 1. Querschnitt durch eine Bastgruppe eines Zweiges von *Sambucus nigra*. Aufgen. mit u.-v. Licht.

Fig. 2. Kernteilung einer Staubfadenhaarzelle von *Tradesc. virg.* Aufgenommen mit u.-v. Licht.

Fig. 3. Prothalliumzelle von *Pteris aquil.* Chlorophyllkörner mit Randring. Aufgen. mit u.-v. Licht.

Fig. 4. Stärkekorn der Kartoffel. In der Nähe der Längsachse radiäre Streifen. Aufgen. mit u.-v. Licht.

Fig. 5. *Chlamydomonas* stark und lange bestrahlt. Bild am Rande des Bestrahlungsfeldes. Aufgenommen mit weißem Licht.

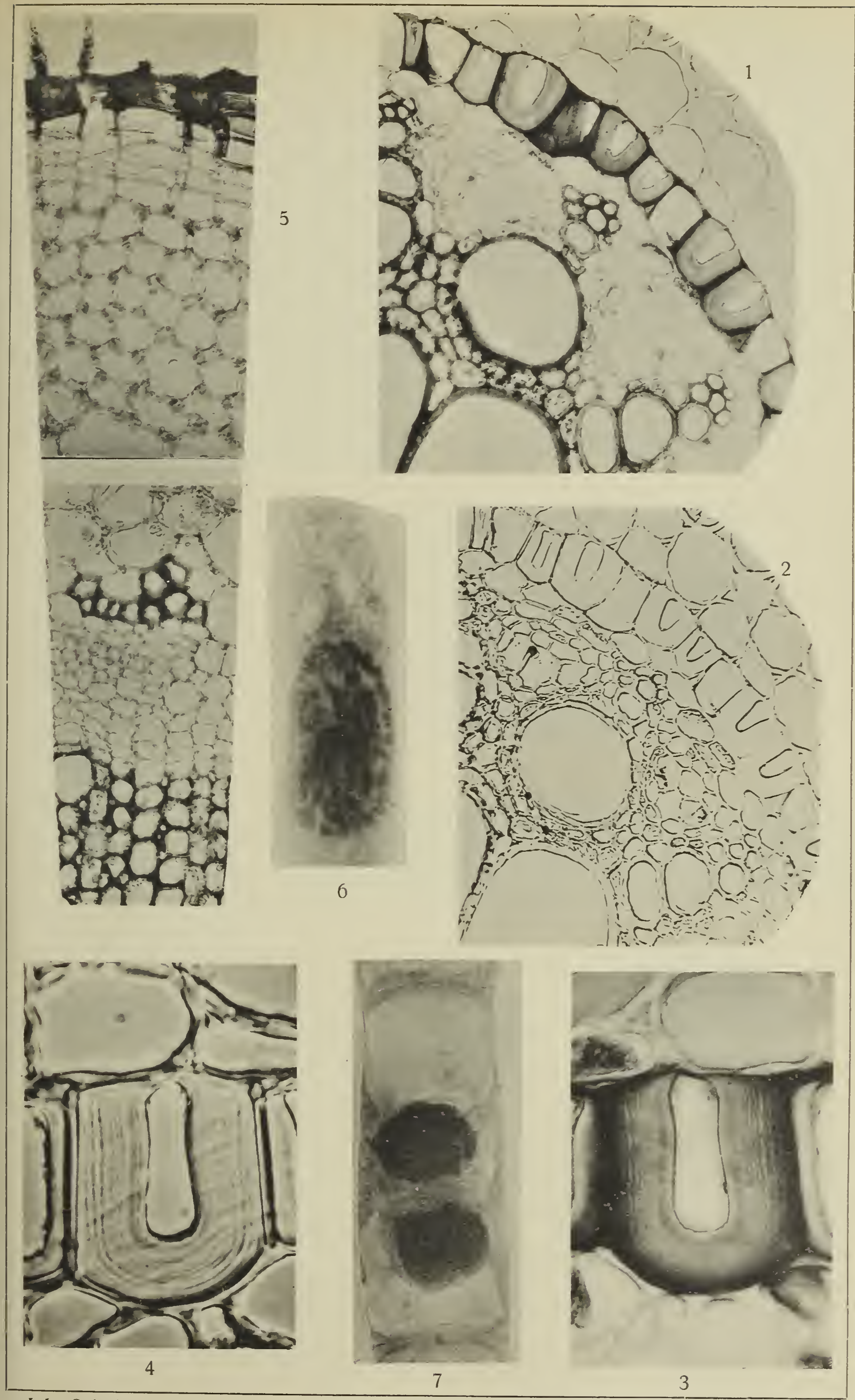
Fig. 6. *Chlamydomonas* stark und lange bestrahlt. Bild aus der Mitte des Bestrahlungsfeldes. Aufgenommen mit weißem Licht.

Fig. 7. *Spirogyra setif.* Stark bestrahlt. Bild zeigt die Wirkung in der Mitte und am Rande des Brennpunktes der u.-v. Strahlen. Aufgen. mit weißem Licht.

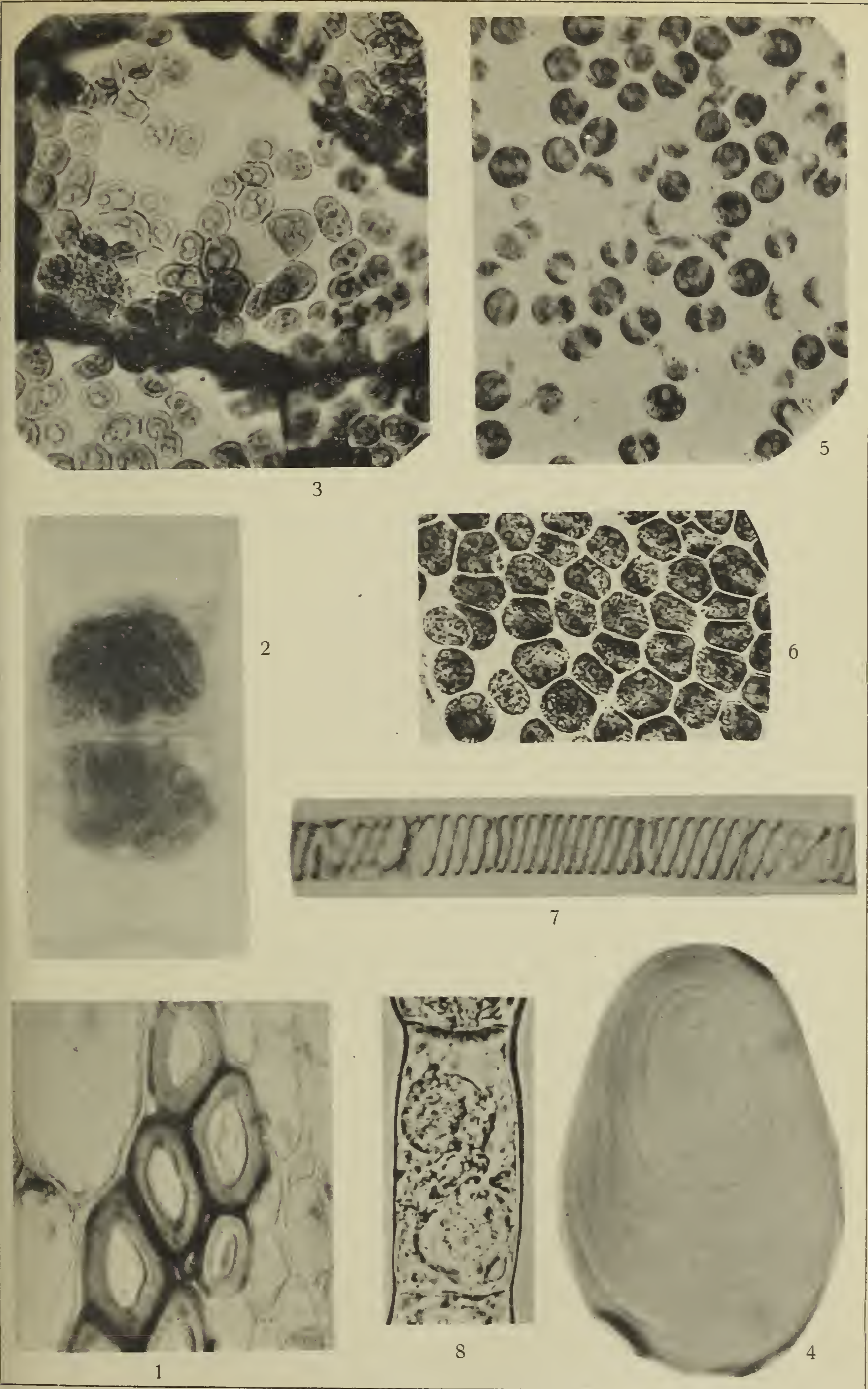
Fig. 8. Haarzelle von *Tradesc. virg.* mit zwei Kernen. Aufgen. mit weißem Licht.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, Herrn Geheimen Regierungsrat Professor Dr. Kny, unter dessen gütiger Leitung ich im pflanzenphysiologischen Institut der Universität Berlin mehrere Semester gearbeitet habe, für die Teilnahme an meinen Untersuchungen meinen besten Dank auszusprechen.

Auch den Assistenten Herren Dr. W. Magnus und Dr. Wächter bin ich für die freundlichen Unterstützungen bei Anfertigung dieser Arbeit zu Dank verpflichtet.



Joh. Schulze. *Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.*



Joh. Schulze.

Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.

Über Bildungsabweichungen bei Blüten einiger Knollenbegonien.

Von

Prof. Dr. Friedrich Hildebrand,
Freiburg i. B.

Mit Tafel III bis V und 2 Abbildungen im Text.

Da an den Blüten der heutzutage so viel kultivierten Knollenbegonien schon sehr viele Bildungsabweichungen beobachtet und dieselben auch beschrieben und abgebildet worden sind, wie man aus der Zusammenstellung derselben, welche Penzig in seiner Pflanzenteratologie I, S. 500 gegeben hat, ersehen kann, so hält es sehr schwer, wenn man eine derartige Beobachtung macht, zu sagen, ob dieselbe nicht schon früher von anderen angestellt und beschrieben worden sei. Wenn nun aber auch von den seit nunmehr über 5 Jahren gemachten derartigen Beobachtungen sich sagen läßt, daß unter denselben sich mehrere finden, welche bis dahin noch nicht beschrieben worden sind, so könnte man es dennoch für eine unnötige Belastung der botanischen Literatur halten, auf die genannten Bildungsabweichungen näher einzugehen, wenn nicht beabsichtigt würde, den Schwerpunkt der vorliegenden Abhandlung dahin zu legen, daß in derselben gezeigt werde, wie die einzelnen Exemplare der in Rede stehenden Knollenbegonien im Laufe nicht nur einer und derselben Vegetationsperiode, sondern auch in den verschiedenen aufeinander folgenden Jahren sich verhalten haben, welches Vorgehen für manche etwas Interessantes bringen dürfte, da dasselbe bei den zahlreichen Besprechungen der genannten Bildungsabweichungen wohl kaum eingehalten worden ist. Nur de Vries berührt diesen Punkt in seiner Mutationstheorie I, S. 550. Hiernach erscheint es geeignet, zuerst auf einzelne der mehrere Jahre hintereinander in bezug auf die in ihren Blüten sich findenden Bildungsabweichungen beobachteten Begonienpflanzen näher einzugehen und dann erst unter Einflechtung anderer derartiger, an anderen Begonien gemachter Beobachtungen einen allgemeinen Überblick über alle diese Verhältnisse zu geben.

Die unumgänglich notwendige Veranschaulichung derselben durch Abbildungen hatte ihre besonderen Schwierigkeiten; photographiert hätten sich nur einige Verhältnisse deutlich darstellen lassen, und genau gezeichnete Abbildungen würden auch nur bei sehr starker Vergrößerung von Wert gewesen sein, dabei eine sehr große Anzahl von Tafeln eingenommen haben und namentlich verhältnismäßig zu teuer gewesen sein. Es wurde daher, wenigstens zum größten Teil, zu schematisierten Darstellungen geschritten, welche auch den Vorteil haben werden, daß sie die Verhältnisse auf den ersten Blick deutlich erkennen lassen. Bei den abweichenden Bildungen in den vorliegenden Begonienblüten handelt es sich ja überhaupt besonders um deren männliche und weibliche Organe. Die ersteren, die Staubgefäße, konnten leicht in ihrer allgemeinen Form, mit Ausnahme der in den Figuren meist zu lang dargestellten Filamente, kenntlich gemacht werden; nicht so einfach war dies für die Griffel und ihre Narben, welche mit ihren eigentümlichen Windungen sich nur sehr schwer darstellen lassen; dieselben wurden daher in den betreffenden Figuren nur durch ein besonderes Zeichen, eine verschlungene Linie, angedeutet, welches dieselben aber wohl zur Genüge kenntlich machen wird. Ebenso wie die Filamente der Antheren wurden die Stiele der Narben der Deutlichkeit wegen zu lang dargestellt, indem dieselben fast immer nur sehr kurz, manchmal kaum vorhanden sind. Die oft in den Blüten ganz nackt hervortretenden Samenanlagen wurden durch schwarze Pünktchen angedeutet, und endlich ist die Ansatzstelle der Blumenblätter an der Blütenachse meistens durch zwei rechts und links stehende, ungefähr horizontale Linien angedeutet. — Es schien geeignet, schon an dieser Stelle und nicht erst bei der Erklärung der Tafeln diese Bemerkungen zu machen, um die Aufmerksamkeit sogleich darauf zu lenken, daß die Abbildungen zum Teil nicht naturgetreu, sondern schematisch gemacht worden sind.

Spezieller Teil.

Eine der hauptsächlich mehrere Jahre hintereinander beobachteten Pflanzen, welche die interessantesten Erscheinungen zeigte, soll mit No. 1 bezeichnet werden. Von derselben ist eine Anzahl der abweichend gebildeten Blüten und einzelner Teile derselben in den Figuren 1—35 dargestellt worden. Nachdem sich an dieser Pflanze im Laufe des Sommers von 1904 nur normale 4blättrige, männliche Blüten und normale 5blättrige weibliche, diese mit drei normalen Narbenträgern versehen, gebildet hatten, erschien im September eine 4blättrige Blüte, welche hiernach und dem Mangel eines Fruchtknotens eine männliche hätte sein sollen. An ihrer in der Figur 1 der Deutlichkeit wegen zu lang dargestellten Achse standen über dem Ansatz der Blumenblätter zuerst einige wenige Staubgefäße, und hierauf folgten acht, in diesen und allen ähnlichen Figuren viel zu lang dargestellte Griffel mit stark gewundenen Narben — Griffel und Narben zusammengenommen

sollen im Folgenden mit dem Worte Narbenträger bezeichnet werden —, an welche sich am Ende der Achse ein dicker Haufen ganz nackt daliegender Samenanlagen anschloß. Diese eigentümliche Blüte war die Veranlassung, die betreffende Pflanze zu weiterer Beobachtung für das nächste Jahr zu bewahren.

In diesem, 1905, zeigten sich nun zuerst nur normale männliche und weibliche Blüten; erst am 16. August erschien eine männliche Blüte, welche dadurch von den normalen abwich, daß eines ihrer wenigen Staubgefäße in ein kleines Blütenblatt verwandelt war. Bis zum 26. September waren dann alle Blüten wieder normal, aber nun traten wieder zwei abweichend gebildete auf, in der Vierzahl ihrer Blätter zwar normal männlich; auf diese Blätter folgten aber bei der einen zahlreiche Narbenträger und gar keine Staubgefäße, während bei der anderen unterhalb der in Fig. 2 nur in geringerer Anzahl dargestellten Narbenträger ein vereinzeltes Staubgefäß stand; nackte Samenanlagen waren nicht vorhanden. Eine dritte Blüte hatte, wie die normalen weiblichen, fünf Blütenblätter, ging aber nicht in drei, sondern in fünf Narbenträger aus, und unterhalb dieser standen an der Blütenachse fünf braune, verkümmerte, ganz ungestielte Antheren und eine sehr eigentümliche in Fig. 3 dargestellte Bildung, nämlich eine gestielte Anthere mit zwei normalen Pollenfächern, welche oben von einigen gewundenen Narben gekrönt war. Am 9. Oktober fand sich dann außer normalen männlichen und weiblichen Blüten eine Blüte, Fig. 4, mit fünf Blättern, also dieser Anzahl nach eine weibliche; sie hatte aber keinen Fruchtknoten und trug in ihrer Mitte einen Haufen von Narbenträgern, zwischen denen aber keine Samenanlagen sich fanden. Hierauf folgte am 24. Oktober nach mehreren normalen männlichen und weiblichen Blüten eine 5blättrige, welche aber, nicht wie sonstige weibliche Blüten, einen Fruchtknoten und Narbenträger hatte, sondern nur normale Staubgefäße besaß, also von den normalen männlichen Blüten nur durch die Anzahl ihrer Blumenblätter abwich.

Im Jahre 1906 zeigte sich am 10. Juli ein 3blütiger Blütenstand, welcher an seinem Ende eine normale männliche Blüte trug; von den beiden seitlichen Blüten war die eine nur dadurch von den normalen weiblichen abweichend, daß ihr unterständiger Fruchtknoten der Quere nach aufgeplatzt war; die andere, Fig. 5, war um so abweichender; sie hatte nämlich 6 Blumenblätter, und auf diese folgten 5 Narbenträger mit verschieden großen, gewundenen Narben. An dem Grunde der Narbenträger stand ein Haufen nackter Samenanlagen; von einem Fruchtknoten, ebenfalls von Staubgefäßen war keine Spur vorhanden. Am 15. September wurde hierauf eine durch die Figur 6 in ihrem Bau angedeutete Blüte beobachtet, welche von allen bis dahin an der Pflanze erschienenen weiblichen Blüten dadurch abwich, daß sie einen vollkommen oberständigen Fruchtknoten besaß mit vier ganz normalen Narbenträgern, zwischen denen ein fadiger Körper stand, welcher an seiner Spitze einen nur kleinen Narbenwulst trug. Diese Blüte wurde mit dem Pollen einer männlichen derselben Pflanze bestäubt,

setzte aber keine Frucht an. Am 17. September zeigte sich dann eine Blüte, Fig. 7, welche fünf Blumenblätter besaß, auf welche fünf Narbenträger mit dicken und zwei mit kleinen Narbenwülsten folgten; von einem Fruchtknoten war keine Spur vorhanden.

Im Jahre 1907 zeigten sich hierauf zuerst wieder nur normale Blüten; nur bei einer der männlichen waren einige Staubgefäße durch kleine Blütenblättchen vertreten. Erst Anfang September begann die Bildung abweichender Blüten, von denen aber auf den beigefügten Tafeln keine Abbildung gegeben wurde, da dieselben sich nicht bemerkenswert von anderen, abgebildeten auszeichneten. Es erschienen am vierten September zuerst zwei männliche Blüten, welche durch ihre fünf Blumenblätter von den normalen abwichen. Außerdem fand sich an diesem Tage eine 5-blättrige Blüte, welche keinen Fruchtknoten hatte, und deren drei Narbenträger dicht über der Ansatzstelle der Blumenblätter nur ein wenig angeschwollen waren, was bei einer anderen Blüte sehr stark der Fall war, so daß diese ungefähr der in Fig. 6 dargestellten glich, nur daß in ihr nicht fünf, sondern nur drei normale Narbenträger sich fanden. Es folgten dann wieder ganz normale männliche und weibliche Blüten, unter denen erschien aber am 13. September eine mit fünf, eine andere mit sechs Blütenblättern. Erst am 30. September zeigten sich zahlreiche abweichend gebildete Blüten und zwar folgende: eine männliche Blüte mit sieben Blumenblättern, eine andere mit fünf, und zwischen den Staubgefäßen ein Narbenträger, also ähnlich wie es die Fig. 26 zeigt; weiter eine 4blättrige und eine 5blättrige männliche Blüte, in welcher ein Staubgefäß in ein Blumenblatt verwandelt war. Weiter besaß eine 5blättrige Blüte viele Narbenträger und an der Basis dieser einen Wulst von Samenanlagen, war also ähnlich dem Falle, wie er in Fig. 45 von einer anderen Begonie dargestellt ist. Weiter zeigte sich eine männliche Blüte mit sechs Blumenblättern und endlich eine Blüte, welche der am vierten September beobachteten sehr ähnlich war, indem sie einen aber nur schwach oberständigen Fruchtknoten besaß mit 3 Narbenträgern, an denen die Narben sehr stark gewunden waren.

Es zeigten sich also schon im Jahre 1907 die abweichenden Bildungen in der Zunahme begriffen. Noch mehr war dies im Jahre 1908 der Fall. Am 15. Juli hatte ein Blütenstand eine normale männliche Endblüte, ebenso eine seitliche normal männliche, die zweite seitliche und zwar weibliche Blüte war zwar normal 5blättrig, aber ihr Fruchtknoten war nur schwach ausgebildet, und an seiner aufgeplatzten Seite war ein Wulst von Samenanlagen hervorgebrochen. Bei einem anderen Blütenstand war die männliche Endblüte zwar normal, es hatten sich aber bei ihr drei Staubgefäße in Blumenblätter verwandelt; von den beiden seitlichen Blüten war die eine normal männlich, die andere eine normal weibliche. Am 30. Juli fand sich neben mehreren normalen männlichen und weiblichen Blüten nur eine dadurch abweichende, daß sie zwar einen Büschel von Narbenträgern besaß, aber zu einem unterständigen Fruchtknoten sich nur ein schwacher Ansatz fand. Erst Anfang August zeigten sich zahl-

reiche abweichende Bildungen und zwar folgende: Eine durch die Fig. 8 angedeutete Blüte hatte über dem Ansatz von fünf Blütenblättern zwei langgestielte Narbenträger, auf diese folgten mehrere normale Staubgefäße, von denen in der Fig. 8 nur zwei dargestellt sind, und nun zwei sehr eigentümliche in Fig. 9 und 10 deutlicher als in Fig. 8 dargestellte Mittelbildungen zwischen männlichen und weiblichen Organen. Bei der einen, Fig. 9, ging die Anthere, welche die beiden normalen Pollenstreifen hatte, in zwei ungleichlange, an ihrem stumpfen Ende Narbenpapillen tragende Schenkel aus, während bei der anderen Bildung, Fig. 10, die Anthere sehr verbreitert war und nur an der einen Seite ein Pollenfach hatte, welches an der anderen Seite durch nackt daliegende Samenanlagen vertreten war; das Ganze ging in einen an seinem Ende etwas verbreiterten, Narbenpapillen tragenden Körper aus, war also eine höchst merkwürdige Bildung, in welcher das männliche und das weibliche Geschlecht eigentümlich miteinander vereinigt waren. An der gestreckten Achse der Blüte folgten dann schließlich zahlreiche normale Staubgefäße. Bei einer weiteren durch Fig. 11 angedeuteten Blüte war die Achse oberhalb des Ansatzes von fünf Blütenblättern etwas verdickt, als ein Anfang zu einem oberständigen Fruchtknoten, und hatte an ihrem Ende sechs Narbenträger, von welchen die äußeren drei mit sehr stark geschlängelten Narbenwülsten endigten, während bei den inneren drei, welche den ersteren gegenüberstanden, diese Wülste viel schmaler waren. In der Fig. 11 ist dieses Stellungsverhältnis nicht richtig angedeutet. Weiter hatte die durch Fig. 12 veranschaulichte fünfblättrige Blüte einen Fruchtknoten, dessen eine Hälfte unterständig, die andere oberständig war. Die letztere hatte drei Narbenträger mit ganz normal ausgebildeten Narben.

Eine andere in Fig. 13 dargestellte Blüte zeigte keine Spur von einem Fruchtknoten; über dem Ansatz ihrer fünf Blütenblätter standen an der Achse zuerst vier normal ausgebildete Staubgefäße; dann folgten mehrere sehr eigentümliche Bildungen, von den nur eine in der Fig. 13 angedeutet ist; in den Fig. 14—17 sind dieselben stark vergrößert zu besserer Anschauung gebracht. Die eine Bildung, Fig. 14, war ein Staubgefäß mit zwei normalen Pollenfächern, welches an seinem Ende eine vielwulstige Narbe trug; die andere Bildung, Fig. 15, hatte über ihrem Stiel eine sonstigen Antheren gleiche Anschwellung, aber nur an der einen Seite dieser befand sich ein Pollenfach, an der anderen quollen zahlreiche Samenanlagen hervor, am Ende ging die Bildung in zwei kurze Narbenträger aus. Sehr eigentümlich war dann die dritte Bildung, Fig. 16, welche aus einem antherenartigen Körper bestand, an dessen Stiel zwei Samenanlagen hervorgetreten waren. Auf diese Bildungen folgten zahlreiche langstielige Narbenträger, an deren Basis oder höher hinauf bei mehreren viele Samenanlagen standen. Am Ende des Ganzen fand sich ein Narbenträger, Fig. 17, welcher oben einen hufeisenförmigen Narbenwulst trug und an dessen oberem Teil an der Seite mehrere Samenanlagen hervorgetreten waren.

Die in Fig. 18 dargestellte Blüte trug oberhalb ihrer fünf Blätter zuerst fünf normale Staubgefäße, auf welche zehn Narbenträger folgten, deren einer an seiner Basis auf der Oberseite einige Samenanlagen trug; am Ende der Achse standen fünf normale Staubgefäße. Von einem Fruchtknoten war in der Blüte keine Spur vorhanden; ebensowenig an einer anderen durch Fig. 19 zur Anschauung gebrachten. In dieser folgten auf die fünf Blumenblätter neun normale Staubgefäße, welche in der Fig. 19 nicht alle dargestellt sind, und auf diese ein in Fig. 19*a* zur Anschauung gebrachtes, sehr eigentümliches Gebilde, bestehend in einer sonst normalen Anthere, welche an ihrem Ende ein aus Narbenpapillen bestehendes Zäpfchen trug.

Die auf die soeben beschriebene Blüte folgenden konnten nicht beobachtet werden; erst am 19. September war die Fortsetzung der Beobachtungen möglich. An diesem Tage fanden sich neben fünf normal vierblättrigen und zwei fünfblättrigen männlichen folgende abweichend gebildete Blüten. Eine von denselben war sehr ähnlich der in Fig. 11 dargestellten Bildung, soll daher nicht näher beschrieben werden. Bei einer anderen durch Fig. 20 dargestellten war die Achse oberhalb des Ansatzes von fünf Blütenblättern nach oben hin stark verdickt und etwa vier mm lang gestreckt, ohne Ansatz von Seitenorganen, worauf um sie zahlreiche, dicht im Kreise gestellte Narbenträger hervortraten, welche Narben mit verschieden stark ausgebildeten Windungen besaßen. Hierauf folgte an der Blütenachse eine Region von Wülsten, aus Samenanlagen bestehend, zwischen denen einzelne Narbenträger hervortraten, deren Stiele viel dünner waren als die der vorhergehenden, und an denen die Narbenwülste auch schwächer waren, was in der Fig. 20 angedeutet ist. Das Ganze schloß mit einem Büschel dicht gedrängt stehender dünnstieliger Narbenträger, von denen in Fig. 20 nur einige angedeutet sind. Von einer anderen Blüte sind unter den Abbildungen nur einige Teile in den Fig. 21 und 22 dargestellt worden. Dieselbe trug hinter den Blütenblättern an ihrer Achse zuerst zwei normale Staubgefäße; auf diese folgte eine in Fig. 21 dargestellte Bildung, im allgemeinen einem Staubgefäß ähnlich, welches aber an seiner Anthere nur auf der einen Seite ein Pollenfach hatte, auf der anderen nicht, und dessen verbreiterter Stiel auf seiner oberen Seite viele Samenanlagen trug. Auf diese Bildung folgten sieben Narbenträger mit verschieden stark gewundenen Narben und dann eine in Fig. 22 dargestellte eigentümliche Bildung, im allgemeinen einem ungleich zweiteiligen Narbenträger ähnlich; unterhalb des dickeren von diesen Teilen befand sich ein Pollenfach und auf der Oberseite des Gesamtstieles ein Haufen von Samenanlagen.

Die durch Fig. 23 dargestellte Blüte hatte eine oberhalb des Ansatzes ihrer fünf Blumenblätter nach oben hin ziemlich stark sich verdickende Achse, an deren unterem Teil zahlreiche, in der Fig. 23 nur zum Teil dargestellte Narbenträger hervortraten; das Ende der Achse ging in mehrere unten tief voneinander getrennte Buckel aus, welche dicht mit Samenanlagen bedeckt waren und

aus denen zwei ganz dünne Narbenträger mit nur kleinen Narbenköpfchen hervortraten. Eine andere durch Fig. 24 zur Anschauung gebrachte Blüte hatte dicht über dem Ansatz ihrer fünf Blütenblätter sieben normale, oben zweispaltige Narbenträger, auf welche ein dünner, oben nicht gespaltener, hier nur hufeisenförmiger Narbenträger, Fig. 25, folgte. Den Schluß der Blüte bildeten sieben normale Staubgefäße; es fanden sich in ihr weder Mittelbildungen zwischen Staubgefäßen und Narbenträgern noch offen liegende Samenanlagen. Eine in Fig. 26 dargestellte Blüte wich von sonstigen männlichen Blüten außer ihren fünf Blättern merkwürdiger Weise nur dadurch ab, daß sich in derselben anstatt einer der normalen vielen Staubgefäße ein Narbenträger mit ganz normal gewundenem Ende fand. Eine in anderer Weise eigentümliche Blüte war die in Fig. 27 dargestellte. In dieser fand sich ein zur Hälfte ober- zur Hälfte unterständiger Fruchtknoten, aus welchem dicht über dem Ansatz der fünf Blütenblätter drei normale Narbenträger hervortraten und welche mit einem dünnen, an seinem Ende einen Narbenwulst tragenden Faden schloß. Der Fruchtknoten war an seiner einen Seite derartig aufgeplatzt, daß hierdurch der eine Narbenträger ein Stück hinauf gespalten war; aus der Spalte waren zahlreiche Samenanlagen hervorgetreten.

Eine vierblättrige männliche Blüte war nur dadurch abweichend, daß eines ihrer Staubgefäße, Fig. 28, blumenblattartig geworden war, dasselbe trug aber an der einen Seite noch die Andeutung eines Pollenfaches. Bei einer weiteren in Fig. 29 dargestellten Blüte war unterhalb des Ansatzes ihrer Blätter die Achse nur ein wenig angeschwollen, aber oberhalb des Ansatzes dieser sehr stark, einen oberständigen Fruchtknoten bildend, dessen drei Narbenträger mit sehr stark gewundenen Narben versehen waren. Am Ende der Blüte fand sich ein dünner Narbenträger mit schwach ausgebildeter Narbe.

Nach diesen abweichenden Bildungen wurden am 15. September noch zwei weitere beobachtet. Die eine in Fig. 30 dargestellte zeigte oberhalb des Ansatzes ihrer fünf Blütenblätter eine starke Anschwellung zu einem Fruchtknoten, unterhalb dieser Anschwellung war der Stiel ganz dünn. Der oberständige Fruchtknoten hatte drei normale Narbenträger mit stark gewundenen Narben; in der Mitte der Blüte standen dann noch zwei dünnere, in ihrem unteren Teil miteinander verwachsene Narbenträger mit nur kleinen Narben. An der Verwachsungsstelle dieser beiden Narbenträger befanden sich zahlreiche Samenanlagen. Bei einer anderen in Fig. 31 dargestellten Blüte war die Achse unterhalb des Ansatzes der fünf Blütenblätter nur schwach angeschwollen, oberhalb dieses Ansatzpunktes um so mehr und zwar zu einem umgekehrten Kegel. An der oben liegenden Fläche desselben standen sieben Narbenträger mit sehr stark gewundenen Narben; ein achter war merkwürdiger Weise von normalen Staubgefäßen vertreten, welche an einer gestreckten Achse saßen, Fig. 32; an dem Grunde dieser Achse fanden sich mehrere frei liegende Samenanlagen.

Bis zum 5. Oktober erschienen dann noch sechs männliche Blüten, welche nur dadurch von den normalen abwichen, daß sie nicht vier, sondern fünf Blütenblätter hatten. Außerdem war eine Blüte vorhanden, welche im allgemeinen der in Fig. 26 abgebildeten glich, indem sie an ihrer etwas gestreckten Achse ein Büschel von normalen Staubgefäßen trug, zwischen denen ein Narbenträger mit normal nach zwei Seiten hin gewundenen Enden hervorragte. Eine andere in Fig. 33 dargestellte auch 5blättrige Blüte zeigte gleichfalls ein Bündel von Staubgefäßen, unter diesen waren aber zwei sehr eigentümlich ausgebildet. Die Anthere des einen, Fig. 34, hatte zwei Pollenfächer, ging aber am Ende in zwei Arme aus, welche Narbenpapillen trugen, während die Anthere des anderen, Fig. 35, nur an der einen Seite ein Pollenfach hatte und an dem Ende mehrere unregelmäßig geformte Narben besaß.

Aus diesen an der Begonie Nr. 1 angestellten Beobachtungen ergibt sich, daß an derselben die Bildung normaler Blüten im Laufe der Jahre immer mehr abnahm. In den ersten Jahren erschienen hauptsächlich nur normale männliche Blüten, nur eine weibliche, später waren die abweichenden Bildungen vorwiegend und zeigten sich als Mittelstufen zwischen männlichen und weiblichen Blüten, bei welchen dies besonders bemerkenswert war, daß sie alle die Fünfzahl in den Blütenblättern zeigten und hiermit zu weiblichen neigten, und daß mit Ausnahme von nur sehr wenigen Fällen sich hier nicht die sonst so häufige Umwandlung von Staubgefäßen in Blütenblätter zeigte. Anstatt dessen war die Wucherung der weiblichen Organe eine um so stärkere und verlieh den meisten Blüten ein sehr eigentümliches Aussehen, welches an Blüten erinnerte, die durch Umwandlung von Staubgefäßen in Blütenblätter gefüllt worden sind. Durch die abweichenden Bildungen der Blüten waren diese meist so schwer, daß sie nicht aufrecht oder wagerecht standen, sondern herabhingen.

Die Begonie Nr. 2 wurde schon im Sommer 1903 als eine durch ihre abweichend gebildeten Blüten sich auszeichnende in Beobachtung genommen; es sind aber von diesen Blüten nur einige, um die Abhandlung nicht mit Tafeln zu überladen, in den Fig. 36—40 abgebildet worden. Ende Juli bildeten sich an der Pflanze, welche sich durch hohen Wuchs auszeichnete, nur männliche normale Blüten mit vier weißen, am Rande gewellten Blättern. Ende des Monats und Anfang August erschienen dann drei Blüten, von denen eine die Fig. 36 andeutet. Dieselbe besaß wie die sonstigen männlichen Blüten nur vier Blütenblätter, aber an Stelle der Staubgefäße stand über dem Ansatz der Blütenblätter an der Achse ein kegeliges Polster, am Ende mit drei Narbenträgern gekrönt, welche ausgebildete gewundene Narben besaßen. Unterhalb des Ansatzes der vier Blütenblätter befand sich ein unterständiger Fruchtknoten mit einem langen breiten und zwei kurzen schmalen Flügeln, von denen in der Fig. 36 nur der eine, vordere zu sehen ist. — Nach Unterbrechung der Beobachtung bis Anfang September fand sich an der Pflanze eine Blüte, welche auch durch ihre vier

Blütenblätter den sonstigen normalen männlichen glich; sie besaß aber keine Staubgefäße, sondern an deren Stelle einen vollkommen oberständigen, länglich-kugeligen Fruchtknoten, Fig. 37, welcher ganz flügellos war und an seinem Gipfel drei Narbenträger mit normal gewundenen Narben besaß. An der Basis der Narbenträger waren die Placenten des Fruchtknotens, dicht mit Samenanlagen bedeckt, hervorgequollen. Diese Blüte wurde zwar sogleich mit dem Pollen einer benachbarten männlichen Blüte bestäubt, fiel aber doch alsbald ab. Am 13. September fand sich dann eine in Fig. 38 dargestellte Blüte höchst eigentümlicher Natur. Dieselbe hatte nur zwei Blütenblätter und einen vollkommen oberständigen länglich-kugeligen Fruchtknoten. Derselbe besaß an seinem Gipfel zwei normal ausgebildete Narbenträger mit nackten Samenanlagen an ihrer Basis; außerdem traten aus der Mitte seines Umfanges zwei sich gegenüber stehende Narbenträger hervor. Auch diese Blüte fiel nach der Bestäubung mit einer normalen männlichen bald ab. Eine andere hatte drei Blütenblätter und wie die in Fig. 37 dargestellte einen oberständigen Fruchtknoten mit drei normalen Narbenträgern, an deren Basis aber keine Samenanlagen hervortraten. In einer anderen durch Fig. 40 zur Anschauung gebrachten Blüte, deren Blätter zur Zeit der Beobachtung kürzlich schon abgefallen waren und daher der Zahl nach nicht mehr bestimmt werden konnten, war ein Teil des Fruchtknotens, ähnlich wie bei der durch Fig. 36 dargestellten Blüte, unterständig, ein anderer Teil oberständig. Am Ende der letzteren standen drei Narbenträger, an deren unterem Teil, sowie an dem Gipfel des Fruchtknotens Samenanlagen sich fanden. Der unterständige, größere und dickere Teil des Fruchtknotens hatte zwei Flügel, einen längeren und einen kürzeren.

Gegen Ende September fanden sich dann zwischen den normalen noch zwei weitere abweichend gebildete Blüten, welche der in Fig. 40 dargestellten sehr ähnlich waren und auch einen halb ober-, halb unterständigen Fruchtknoten besaßen; eine weitere am 12. Oktober beobachtete Blüte hatte, wie die beiden soeben genannten, auch nur drei Blütenblätter, von ihrem Fruchtknoten waren etwa zwei Drittel oberständig und ein Drittel unterständig.

Im Jahre 1904 waren an der vorliegenden Begonie Nr. 2 bis Ende Juli alle Blüten nur männlich und ganz normal ausgebildet; erst am 31. Juli trat eine weibliche und zugleich abweichend gebildete Blüte auf. Dieselbe hatte drei Blütenblätter und einen ganz freien oberständigen dreikantigen Fruchtknoten, dessen Kanten den Blütenblättern gegenüber standen; an der einen dieser Kanten fand sich ein kleiner Flügel und am Gipfel des Fruchtknotens saßen drei kurze Narbenträger mit stark gewundenen Narben; nackte Samenanlagen waren nicht hervorgetreten. Am 14. August waren fast alle Blüten normale männliche, nur eine unter ihnen hatte anstatt der sonstigen vier Blütenblätter deren fünf; außerdem fand sich eine normale weibliche Blüte mit fünf Blütenblättern und eine abweichend gebildete weibliche Blüte, welche ungefähr der in Fig. 39 dargestellten glich; sie hatte einen

Fruchtknoten, dessen einer oberständiger Teil kugelig angeschwollen war und drei Narbenträger besaß, der unterständige Teil war kleiner und hatte zwei kleine Flügel. Am 10. September fand sich dann eine Frucht vor, welche aus einem vollkommen oberständigen flügellosen Fruchtknoten entstanden war, aus deren Gipfel abgetrocknete Samenanlagen hervortraten. Diese Frucht enthielt aber bei ihrem Abdörren nur unausgebildete Samen. Zugleich mit dieser Frucht waren an der Pflanze fünf Blüten vorhanden, deren Fruchtknoten zur Hälfte oberständig, zur Hälfte unterständig war; bei einer dieser Blüten war der unterständige Teil des Fruchtknotens zweiflügelig, der andere hatte nur einen schmalen Flügel. Am 15. September waren dann drei weitere, den soeben genannten sehr ähnliche Blüten vorhanden, mit drei Blumenblättern und einem halb ober-, halb unterständigen Fruchtknoten. An dem Grunde ihrer drei Narbenträger traten auch hier viele Samenanlagen hervor. Zugleich zeigte sich eine in ihren Staubgefäßen ganz normale männliche Blüte, welche aber nicht zwei Kreise von je zwei Blütenblättern, sondern von je dreien hatte. Am 10. Oktober zeigte sich dann noch eine Blüte mit einem zur Hälfte oberständigen, zur Hälfte unterständigen Fruchtknoten und eine sonst normal männliche Blüte, welche aber fünf Blumenblätter hatte, was dadurch hervorgebracht war, daß das der Blüte voraufgehende Hochblatt dicht an diese herangerückt war und sich zu einem weißen Blütenblatt umgebildet hatte.

Im Jahre 1905 bildeten sich zuerst wieder nur ganz normale männliche Blüten bis Mitte August, von wo ab sich wieder eine ganze Reihe von abweichenden Bildungen zeigte, welche aber den soeben besprochenen mehr oder weniger glichen: die eine mit ganz freiem oberständigen Fruchtknoten, ähnlich der in Fig. 37 dargestellten, der Fruchtknoten war aber vierkantig. Dann hatte eine mit drei Blütenblättern versehene weitere, in Fig. 39 zur Anschauung gebrachte Blüte einen zum größten Teil oberständigen, zum geringsten unterständigen Fruchtknoten, letzterer mit zwei verschieden großen Flügeln versehen. Auch hier traten an der Spitze des mit drei Narbenträgern versehenen Fruchtknotens Samenanlagen hervor. Eine andere Blüte war dieser in Fig. 39 dargestellten sehr ähnlich, ebenso eine weitere, welche aber an dem unterständigen Teile des Fruchtknotens nur einen Flügel hatte. Bei einer anderen auch nur mit drei Blütenblättern versehenen Blüte war der Fruchtknoten fast ganz oberständig, unterhalb des Ansatzes der Blütenblätter fand sich eine nur ganz schwache, mit keinem Flügel versehene Anschwellung. Am 8. September zeigte sich dann weiter eine Blüte mit einem fast ganz oberständigen Fruchtknoten, aus dessen Gipfel aber keine Samenanlagen hervorgetreten waren. Außerdem waren zwei normale mit vier Blütenblättern versehene männliche Blüten vorhanden und eine weitere nur mit Ausnahme ihrer fünf Blütenblätter auch normale männliche Blüte. Hieran schloß sich am 11. September eine Blüte, welche drei Blütenblätter hatte und einen vollkommen oberständigen vierkantigen mit vier Narbenträgern versehenen Fruchtknoten.

Leider ging die Pflanze im Sommer 1906 durch einen Unfall zu Grunde, so daß sie nicht weiter zur Beobachtung dienen konnte. Aus den bis dahin an ihr gemachten Beobachtungen ging hervor, daß sie eine große Anlage dazu hatte, weibliche nur 3blättrige Blüten mit oberständigem Fruchtknoten zu bilden, von welcher Erscheinung in den Fig. 36—40 verschiedene Fälle dargestellt worden sind. Außerdem bildeten sich im Anfange von jeder Vegetationsperiode an ihr nur männliche, niemals weibliche Blüten, und niemals wurden an ihr solche Blüten beobachtet, welche eine wenn auch noch so unvollkommene Bildung von beiderlei Geschlechtsteilen in sich vereinigten, wie dies so vielfach bei der Begonie Nr. 1 geschah.

Die Begonie Nr. 3, von welcher in den Fig. 43—46 einige abweichende Blütenbildungen dargestellt sind, wurde von Mitte September 1904 ab näher beobachtet; ob schon vorher im gleichen Jahre an ihr abweichende Bildungen vorgekommen waren, kann nicht gesagt werden. Am 13. September zeigte sich eine durch Fig. 43 angedeutete Blüte, welche wie sonstige weibliche fünf Blütenblätter hatte, aber nur die eine Hälfte des Fruchtknotens war unterständig, die andere Hälfte oberständig und hatte nicht wie sonstige weibliche Blüten drei Narbenträger, sondern deren vier, welche weit auseinander spreitzten und an deren Basis ein großer Haufen von Samenanlagen hervorgetreten war. Zugleich war eine andere sehr eigentümlich gebaute Blüte, Fig. 44, vorhanden; dieselbe schien auf den ersten Anblick wegen ihrer vier Blätter eine männliche zu sein; auf ihre Staubgefäße folgten aber in der Mitte drei Narbenträger mit normalen zweiseitig gewundenen Narben, und am Grunde dieser Narbenträger waren zahlreiche Samenanlagen hervorgebrochen.

Im Jahre 1905 zeigten sich zuerst alle Blüten in ihrer Anlage normal, fielen aber meistens vor ihrer vollständigen Entwickelung ab. Am 26. September zeigte sich dann eine 5blättrige männliche Blüte mit nur wenigen Staubgefäßen und am 30. Oktober eine weibliche mit vier Narbenträgern, zwischen denen ein Wulst von Samenanlagen hervorgebrochen war. Die Pflanze schien im allgemeinen kränklich und brachte wahrscheinlich im Jahre 1906 gar keine Blüten, indem aus diesem Jahre die Aufzeichnungen über solche fehlen.

Im Sommer 1907 konnten aber weitere Beobachtungen an dieser Pflanze gemacht werden. Zuerst zeigten sich an ihr drei normale 4blättrige männliche Blüten und eine 5blättrige männliche. Hieran schloß sich am 19. Juli eine Blüte, Fig. 45, welche fünf Blütenblätter hatte, auf welche zahlreiche Narbenträger folgten, an deren Basis nach unten hin viele Samenanlagen hervorgetreten waren. Darauf folgte am 23. Juli eine ähnliche Blüte, welche aber einen wenn auch nur schwachen Ansatz zu einem unterständigen Fruchtknoten zeigte. Hierauf erschien am 4. September eine männliche Blüte mit nur drei Blütenblättern, eine weitere durch ihre vier Blütenblätter ganz normale und noch eine andere mit vier Blütenblättern, bei welcher

aber auf die Staubgefäße drei Narbenträger folgten, worauf die Blüte mit einem dicken Wulst von Samenanlagen abschloß. Zugleich mit dieser Blüte waren fünf ganz normale 5blättrige weibliche Blüten vorhanden. Am 14. September zeigten sich dann zwei normale männliche Blüten, eine andere mit Ausnahme ihrer sechs Blütenblätter normale weibliche, außerdem eine Blüte, Fig. 46, welche fünf Blütenblätter besaß und in der Mitte einen dicken Wulst von Samenanlagen, unterhalb dieser sieben Narbenträger mit stark gewundenen Narben. Die Bildung war also der in Fig. 45 dargestellten sehr ähnlich, nur daß hier, in der durch Fig. 46 angedeuteten, die Samenanlagen das Ende der Blüte einnahmen. Am 30. September erschien dann noch eine ganz normale männliche und eine ganz normale weibliche Blüte, worauf die Pflanze im Winter von 1907 auf 1908 zu Grunde ging, nachdem sie sich, wie gesagt, schon früher als kränklich erwiesen hatte.

Die als Nr. 4 im Folgenden bezeichnete Begonie war dadurch, daß ihre weiblichen Blüten dazu neigten, gefüllt zu werden, besonders merkwürdig. Im September 1905 fanden sich an ihr männliche Blüten mit nur schwacher Neigung, gefüllt zu werden, indem ihre meisten Staubgefäße normal ausgebildet waren, andere waren durch kurze Blättchen vertreten, an deren Rand keine Pollenfächer zu bemerken waren. Außerdem fand sich eine weibliche Blüte, auf deren fünf Blätter drei andere folgten, Fig. 60, welche blattartig gewordene Umbildungen der drei Narbenträger waren, ganz wie die fünf Blütenblätter hellorange gefärbt. Das eine derselben war herzförmig, ohne Narbenzäpfchen in der Ausrandung, das andere ungefähr gleich gestaltete hatte ein Narbenzäpfchen an der gleichen Stelle und bei dem dritten waren zwei längere Zäpfchen vorhanden, von denen jedes einen kleinen Kopf von Narbenpapillen trug. Weiter zeigte sich dann am 30. Oktober eine weibliche Blüte, in welcher die drei Narbenträger auch in herzförmige Blütenblätter umgewandelt waren, welche sich aber in Beziehung auf die in ihrer Einbuchtung befindlichen Zäpfchen sehr verschieden verhielten. Noch eine andere weibliche Blüte war dieser sehr ähnlich, besaß aber in der Mitte zwischen dem Ansatz der in Blütenblätter verwandelten Narbenträger ein kleines orangefarbenes Blättchen, als Anfang zu stärkerer Füllung. Hieran schlossen sich am 9. Oktober weitere weibliche Blüten mit normalem, unterständigen Fruchtknoten, fünf Blütenblättern und daraufforgendem Anfang zum Gefülltwerden. Die eine hatte drei umgewandelte Narbenträger von sehr verschiedener Größe und Gestalt, wie sie durch die Fig. 60 *a*, *b* und *c* dargestellt sind; in der Mitte fand sich ein mehrspaltiger Körper, Fig. 60 *d*, dessen vier Teile an ihrem Ende keine Narbenpapillen besaßen. Eine andere Blüte war dieser sehr ähnlich, hatte aber in ihrer Mitte nur ein kleines ungeteiltes Zäpfchen. Am 10. Oktober war eine männliche Blüte vorhanden, in welcher nur zwei Staubgefäße in kleine Blütenblätter verwandelt waren. Am 23. Oktober waren dann in einer männlichen Blüte sieben Staubgefäße in etwas stärkerer

Weise in Blütenblätter verwandelt. Zugleich fand sich eine sehr interessante weibliche Blüte, in welcher auch auf die fünf Blütenblätter drei in solche umgewandelte Narbenträger folgten, von denen das eine schief herzförmige, Fig. 60 *e*, in der Ausbuchtung drei Zäpfchen hatte, welche an ihrem Ende Narbenpapillen trugen; ein anderes, Fig. 60 *g*, hatte auch drei solche Zäpfchen, welche aber an ihrem Ende keine Narbenpapillen hatten, und endlich hatte das dritte, Fig. 60 *f*, in seiner Ausrandung eine, wenn auch nicht sehr große Anzahl von Samenanlagen.

Im Jahre 1906 folgte im August auf eine 2blättrige männliche Blüte eine weibliche, deren Narbenträger auch, wie bei denen der vorigen Jahre blattartig geworden waren. Am 15. September waren nur schwach gefüllte männliche Blüten vorhanden, dazu drei weibliche, alle mit ähnlicher Umbildung ihrer drei Narbenträger, wie bei den früheren weiblichen, nur in einer dieser Blüten fand sich in deren Mitte ein kurzer verkümmerter Narbenträger. Auch im Jahre 1907 war kein weiteres Vorschreiten in der Füllung der weiblichen Blüten zu bemerken, dieselben verhielten sich alle ganz ähnlich wie die in den vorhergehenden Jahren beobachteten. Nur in einem Falle waren in der Mitte der in Blütenblätter verwandelten Narbenträger dicke Wülste von Samenanlagen hervorgebrochen.

Diese Begonie Nr. 4 war besonders dadurch neben der beginnenden aber nicht weiter fortschreitenden Füllung ihrer weiblichen Blüten interessant, daß ihre männlichen Blüten nur ganz schwach gefüllt waren.

Die Begonie Nr. 5 zeichnete sich ebenso wie Nr. 4 dadurch vor anderen aus, daß ihre weiblichen Blüten Anfänge zur Füllung zeigten. Im September 1904 waren alle männlichen Blüten stark gefüllt; bei einer weiblichen waren die drei Narbenträger schwach blütenblattartig verbreitert und am Ende gezipfelt, zwei von ihnen trugen am Ende ihrer Zipfel schwach gewundene Narben, bei dem dritten, Fig. 62, waren nur zwei Zipfel an ihrem Ende mit Narbenpapillen versehen, die beiden anderen hatten ein papillenloses Ende.

Im Jahre 1905 wurden im September nur stark gefüllte männliche Blüten beobachtet, was bis zu Ende des Monats dauerte, wo eine ganz anders als im Vorjahre vom Normalen abweichende weibliche Blüte erschien. Nach dem Ansatz von fünf Blütenblättern folgten die in den Fig. 64 *a—e* dargestellten Bildungen, welche Übergangsstufen von normalen Blumenblättern zu solchen zeigen, welche, wie in Fig. *e* angedeutet ist, an der Spitze ihrer Zipfel Narbenpapillen tragen. In der Mitte dieser Bildungen schloß ein Wulst von Samenanlagen die Blüte. Es folgten dann am 9. Oktober weitere drei weibliche Blüten, deren Narbenträger verschieden stark in Blütenblätter umgewandelt waren, und am 24. Oktober waren in einer anderen weiblichen Blüte anstatt der sonstigen Narbenträger die in Fig. 64 *f—i* dargestellten Bildungen vorhanden, nämlich *f*, ein unten verbreitertes, oben in fünf dünne Enden ausgehendes Blatt, welche an ihrer Spitze Narbenpapillen trugen; ein anderes, *g*, mit drei dünnen Enden, alle mit Narbenpapillen

schließend, das eine auch mit Narbenpapillen an der einen Seite; weiter eine in Fig. 64 *h* kenntlich gemachte Bildung, in welcher ein Teil schon mehr blütenblattartig war, und endlich die in Fig. 64 i dargestellte Bildung, den vorhergehenden ähnlich, aber nur an der Seite eines ihrer Arme Narbenpapillen tragend.

Im Jahre 1906 erschien Ende September eine weibliche Blüte, in welcher auf vier Blumenblätter vier Narbenträger folgten, welche auf ihrem Rücken blumenblattartige Anhänge hatten, während eine andere 4blättrige Blüte drei Narbenträger besaß, von denen sich aber einer durch die in Fig. 64 *k* dargestellte eigentümliche Bildung auszeichnete.

Im Jahre 1907 waren Anfang September drei stark gefüllte männliche Blüten vorhanden, außerdem eine weibliche, deren drei Narbenträger unten nur ganz schwach verbreitert waren. Es folgten dann bis Mitte September mehrere stark gefüllte männliche Blüten und fünf weibliche, deren Narbenträger unten verschieden stark verbreitert waren. Im Winter von 1907 auf 1908 ging die nicht sehr kräftige Pflanze ein, an welcher ebenfalls, wie bei Nr. 4 die Füllung der weiblichen Blüten in den Jahren, wo sie beobachtet wurde, keine Zunahme zeigte.

Die unter der Bezeichnung Nr. 6 zu besprechende Begonie, welche auch mehrere Jahre hintereinander in ihren Blüten beobachtet wurde, war eine von jener Sorte, welche in den Gärtnereien sich unter dem Namen Goldkrone findet und welche sich neben ihren schönen, denen der *Begonia Pearcei* ähnlichen Blättern dadurch auszeichnet, daß ihre männlichen goldgelben Blüten gefüllt sind und zwar in verschiedenem Grade, während die weiblichen sich stets ganz normal zeigen. Die im Jahre 1904 zuerst beobachtete Pflanze zeigte anfangs gefüllte männliche Blüten, welche ziemlich flach waren, erst später etwas gewölbt; sie besaßen neben ganz in Blütenblätter umgewandelten Staubgefäßen auch allerlei Übergänge zwischen letzteren und Blütenblättern, d. h. Blättchen mit Pollenstreifen an ihren Rändern, auf welche Mittelbildungen dann ein Büschel von ganz pollenlosen Blättchen folgte. Am 15. September erschien eine Blüte, bei welcher auf ihre vier normalen Blätter nur einige ganz kleine folgten, und an diese schlossen sich dann nach außen umgekrümmte Blättchen, welche nur auf der inneren, nach unten liegenden Seite ihrer Krümmung Pollenstreifen zeigten. Am 12. Oktober waren hierauf die männlichen Blüten fast ganz ungefüllt.

Im Jahre 1905 zeigte sich Mitte August eine Blüte, welche oberhalb ihrer vier normalen Blätter an gestreckter Achse Mittelbildungen zwischen Blütenblättern und Staubgefäßen trug, mit nur wenig Pollen an ihren Seiten, worauf nach weiterer Streckung der Achse ein Schopf von ganz pollenlosen Blättern folgte. Während bis dahin die Blüten keine Übergangsstufen zwischen männlichen und weiblichen zeigten, war am 13. Oktober eine Blüte vorhanden, auf deren fünf Blätter, unterhalb welcher keine Spur von Fruchtknoten sich fand, ein Büschel von Narbenträgern folgte, zwischen

denen ein Wulst von Samenanlagen hervorgequollen war, ähnlich wie dies in Fig. 45 von der Begonie Nr. 3 angedeutet worden ist. Am 26. Oktober zeigte eine 4blättrige Blüte einen ganz schwachen Ansatz zu einem Fruchtknoten und in ihrer Mitte zahlreiche Narbenträger, zwischen denen auch, wie in der soeben besprochenen Blüte, viele Samenanlagen sich fanden. Am 26. Oktober zeigte sich hierauf eine 4blättrige Blüte, wieder mit einem schwachen Ansatz zu einem unterständigen Fruchtknoten, am Ende hatte sie wie die beiden soeben genannten zahlreiche Narbenträger und Samenanlagen. In den männlichen Blüten waren die Staubgefäße zum Teil nur schwach in Blütenblätter verschiedener Größe umgewandelt. Zugleich war ausnahmsweise eine ganz normale weibliche Blüte vorhanden.

Nachdem im Jahre 1906 die Pflanze nicht zum Blühen gekommen war, zeigte sich am 14. Juli 1907 neben zwei normalen weiblichen Blüten eine männliche mit sehr schwacher Umbildung der Staubgefäße in Blütenblätter wie früher, worauf am 19. Juli die männlichen Blüten diese Umbildung viel stärker hatten. Am 13. September waren drei normale weibliche Blüten vorhanden und drei männliche, an welchen nur die äußeren, unteren Staubgefäße in Blumenblätter umgewandelt waren, die inneren nur ganz wenig und guten Pollen tragend.

Bei einem anderen Exemplar der Sorte Goldkron, welches mit Nr. 7 bezeichnet werden soll, war im September 1904 die Füllung der männlichen Blüten keine so stark kegelige wie im Anfang der Blühperiode. An einer folgten nach Ansatz der normalen vier Blätter nur wenige kleinere und dann nur ganz normale Staubgefäße; bei einer anderen waren solche Staubgefäße mit kleinen Blütenblättchen untermischt, und am 12. Oktober waren alle männlichen Blüten fast ganz ungefüllt.

Da die Pflanze im Jahre 1905 keine besonders merkwürdigen Blüten trug, so wurde von ihr nur angemerkt, daß ihre gefüllten männlichen Blüten teils flach, teils kegelig waren. Im Jahre 1906 kam die Pflanze nicht zum Blühen, im Jahre 1907 nur schwach, hingegen im Jahre 1908 um so stärker und nun mit ganz neuen abweichenden Bildungen an ihren Blüten, auf welche also näher einzugehen ist und von denen einige Teile in den Fig. 67 *a*—*g* angedeutet worden sind. Am 14. September wurden namentlich folgende drei abweichende Blüten beobachtet, von denen jede vier Blütenblätter hatte und keine eine Spur von einem Fruchtknoten; sie waren also alle der Anlage nach männlich, aber alle ihre Staubgefäße zeigten in sehr eigentümlicher Weise Umbildungen zu weiblichen Organen. Bei der einen folgten auf die vier normalen Blütenblätter weitere herzförmige, welche an ihrer Basis auf der Oberseite, Fig. 67 *b*, oder nur rechts und links am Rande, Fig. 67 *a*, Samenanlagen trugen und nach der Mitte der Blüten zu an Größe zunahmen. In der anderen Blüte folgten auf die normalen vier Blütenblätter sechs nach der Mitte der Blüte zu an Größe etwas abnehmende Blätter, was aber in den Fig. *a*—*f* nicht zum Ausdruck gekommen

ist. Außer einem herzförmigen Blatt, wie es in der Fig. 60 *a* von der Begonie Nr. 3 dargestellt ist, fand sich ein zweites, ähnlich gestaltetes, Fig. 67 *b*, welches an der Basis auf der Oberseite zahlreiche Samenanlagen trug, und in dessen oberer Einbuchtung sich der Anfang zu einem Narbenträger als kleines Zäpfchen zeigte; bei einem dritten, *c*, war dies Zäpfchen schon länger geworden und trug an seiner Spitze Narbenpapillen, an seiner Basis rechts und links Samenanlagen; das gleiche tat das vierte Blatt, *d*, bei welchem aber in der Einbuchtung zwei verschieden lange, ganz getrennte mit Narbenpapillen endigende Zäpfchen sich fanden, welche bei der fünften Bildung, *e*, unten mit einander verwachsén waren. Die weitere sechste Bildung, *f*, war dadurch sehr eigentümlich, daß sie in einem Blättchen bestand, welches an seinem oberen Rande Narbenpapillen trug und auf dessen Oberseite in der Mitte zwei am Ende Narbenpapillen tragende Zäpfchen angewachsen waren. Das siebente Blatt, *g*, endlich, war an seinem Ende schwach ausgerandet, trug hier aber keine Narbenpapillen; an seiner Basis hatte es rechts und links Samenanlagen und von der Mitte dieser Basis entsprang ein dünner Faden mit schwach entwickeltem Narbenkopf — also eine ganze Musterkarte von merkwürdigen Bildungen. Bei der dritten Blüte folgten auf die vier normalen Blütenblätter nur drei etwas kleinere, flach ausgebreitete, und dann viele sehr kleine, welche zu einer Rosette dicht zusammenschlossen.

Am 17. September fand sich eine Blüte, von deren vier Blättern das eine 2lappig war, die Lappen waren an ihrem Ende etwas ausgerandet. Es folgten sieben verschieden große, an ihrem Ende teils abgerundete, teis schwach ausgerandete Blätter, welche am Rande oder auf der Oberseite ihrer Basis Samenanlagen trugen. Eines von diesen Blättern hatte an seinem Ende in der Ausbuchtung Narbenpapillen, ähnlich wie Fig. 67 *e*; ein anderes bestand in einer nicht ausgerandeten Bildung, an deren Oberseite ein zweispaltiger und ein einfacher Zapfen, mit Narbenpapillen endigend, angewachsen war; auch hier fanden sich Samenanlagen auf der Oberseite der Bildung. Die ganze Blüte schloß mit einem unregelmäßig gewölbten Wulst von Samenanlagen.

Am 1. Oktober fand sich eine weitere merkwürdige Blüte. Auf die vier normalen Blätter folgten in ihr fünf kleinere herzförmige, welche in ihrer Ausrandung mehr oder weniger stark ausgebildete Narbenträger hatten und an den beiden Seiten der Basis mit Samenanlagen versehen waren; zwei von ihnen hatten auf ihrem Rücken einen fadigen Körper mit schwachem Narbenkopf. Auf diese fünf Blätter folgten drei unten verbreiterte Narbenträger, an deren Basis und zwischen denen dicke Wülste von Samenanlagen sich fanden. Am 8. Oktober folgte in einer Blüte auf ihre normalen vier Blätter ein schief herzförmiges ohne Narbenträger in der Ausrandung, aber unten an den beiden Rändern mit Samenanlagen, also ähnlich wie Fig. 67 *a* es zeigt; hierauf folgten drei herzförmige Blätter mit verschieden stark ausgebildeten Narbenträgern, alle unten, oder auf der Fläche, oder an beiden Rändern

mit Samenanlagen versehen. In der Mitte der Blüte befand sich ein Wulst von solchen, zwischen denen drei Narbenträger mit sehr unregelmäßig doppelt gewundenen Narben hervorstanden. Am 10. Oktober hatte eine Blüte unten nur drei Blätter, und auf diese folgten in höchst merkwürdiger Weise fünf oberständige ganz von einander getrennte Fruchtknoten, von denen jeder in einen kurzen Narbenträger ausging. In der Mitte dieser Fruchtknoten war ein Wulst von Samenanlagen hervorgebrochen. Zu gleicher Zeit war eine andere Blüte vorhanden, bei welcher auf die vier normalen Blätter sehr zahlreiche, nach der Mitte der Blüte zu an Größe abnehmende folgten, von denen die meisten auf der Mitte oder an den Rändern der Basis Samenanlagen trugen; von Narbenträgern war keine Spur vorhanden.

Diese Begonie Nr. 7 war hiernach dadurch besonders merkwürdig, daß sie in dem ersten Jahr, wo sie beobachtet wurde, in den männlich angelegten Blüten keine Spur von einer Neigung zur Bildung weiblicher Organe zeigte und daß erst später, im Jahre 1908, in diesen eine Bildung von Narbenträgern und Samenanlagen eintrat.

Die Begonie, welche mit Nr. 8 bezeichnet werden soll, fiel schon im Jahre 1902 durch ihre sehr stark gefüllten Blüten auf und wurde seitdem jedes Jahr unter Beobachtung gehalten, wobei sich allerlei abweichende Bildungen in den Blüten zeigten, welche aber zum Teil sehr schwierig bildlich darzustellen oder anzudeuten sind, so daß nur einige derselben in den Fig. 65 *a—e* abgebildet wurden. In jenem Jahr waren nur männliche, leuchtend zinnoberrote Blüten vorhanden; sie hatten vier normale Blütenblätter, auf welche ein großer Haufen von kleineren folgte; Mittelbildungen zwischen Staubgefäßen und Fruchtblättern waren nicht vorhanden, auch wurde keine einzige weibliche Blüte beobachtet.

Im Sommer 1903 erschienen zuerst auch nur gefüllte männliche Blüten, welche denen des Vorjahres vollständig gleich waren; erst am 6. August war eine weibliche vorhanden, welche aber ziemlich verkümmert aussah, jedoch sonst ganz normal war; sie wurde mit dem Pollen einer anderen Begonie bestäubt, fiel aber alsbald ab.

Im Juli 1904 erschienen zuerst wieder nur so stark gefüllte männliche Blüten, wie in den vorhergehenden Jahren, erst am 13. August wurde eine solche beobachtet, bei welcher die letzten Blattbildungen einige Pollenstreifen an den Rändern hatten. Eine andere Blüte besaß nicht vier, sondern fünf normale Blütenblätter, auf welche zwei kleinere folgten und nun an gestreckter Achse mehrere Staubgefäße mit gutem Pollen, worauf die Blüte mit einem Schopf von kleinen Blütenblättern schloß, so daß sie im allgemeinen derjenigen ähnlich war, welche in der Fig. 42 von der Begonie Nr. 11 angedeutet wurde. Eine dritte Blüte hatte fünf Blütenblätter, auf welche ein Büschel von Narbenträgern folgte, von denen einer an der Seite ein kleines rotes Blättchen trug und an deren Basis nackte Samenanlagen hervortraten.

Im Jahre 1905 war an einem dreizähligen Blütenstande die Endblüte sehr stark gefüllt und hatte eine flache Form; die eine Seitenblüte zeigte dieselbe Form und Füllung, die andere war schwächer gefüllt und hatte in ihrer Mitte gewundene Narbenlappen, an deren Basis Samenanlagen hervortraten. Hieran schloß sich am 26. Juli eine viel schwächer gefüllte Blüte mit wenigen Narbenlappen in der Mitte, aber keinen Samenanlagen an der Basis dieser. Am 2. August war eine Blüte vorhanden, welche sehr von den früheren 5blätterigen, ganz gefüllten dadurch abwich, daß in ihrer Mitte an nicht gestreckter Achse mehrere normale Staubgefäße sich befanden. Ebenso waren am 13. August nur männliche, schwach gefüllte Blüten vorhanden, welche aber in ihrer Mitte nicht normale Staubgefäße trugen, sondern Zwischenstufen zwischen diesen und Blütenblättern. Am 8. September wurden fünf der soeben genannten ganz gleiche Blüten beobachtet und am 22. September zwei Blüten, bei denen auf ihre vier normalen Blütenblätter kleine Blütenblätter als Umwandelungen von Staubgefäßen folgten, zwischen denen mehrere ganz normale Staubgefäße standen.

Im Jahre 1906 waren am 1. August nur männliche Blüten mit flacher vollständiger Füllung vorhanden. Eine gleiche flache Füllung hatten am 15. August zwei Blüten, während bei einer anderen gefüllten die Achse etwas gestreckt war. Noch eine andere Blüte hatte fünf normale Blätter, worauf vier verschieden große folgten, an welche sich ein Haufen von Narbenträgern anschloß, von denen zwei unten blumenblattartig verbreitert waren; in der Mitte der Blüte befand sich ein Wulst von Samenanlagen. Am 11. September waren zwei gefüllte Blüten schwach gewölbt; am 30. September zeigte eine 4blättrige Blüte nur schwache Füllung und in dieser Mittelbildungen zwischen Blütenblättern und Staubgefäßen. Bei einer anderen schlossen sich an fünf normale Blütenblätter mehrere in der Größe abnehmende, am Ende ausgerandete an, zwischen diesen Narbenträger, welche unten teils miteinander verwachsen, teils blattartig waren. Am 4. Oktober folgten an einer Blüte auf ihre vier Blätter blütenblattartige Staubgefäße, die der Mitte waren weniger umgewandelt. Es fanden sich in dieser Blüte weder Narbenträger noch nackte Samenanlagen.

Im Jahre 1907 zeigten sich am 30. Juni wieder mehrere sehr stark gleichmäßig gefüllte Blüten; am 14. Juli deren drei; außerdem eine Blüte mit fünf normalen Blütenblättern, auf welche mehrere kleinere folgten, die in ihrer oberen Ausrandung kleine, mit Papillen endigende Zäpfchen hatten; gegen die Mitte hin besaßen drei an ihrer Basis Samenanlagen, dagegen in ihrer Ausrandung keine Narbenzäpfchen; das ganze endigte mit drei Narbenträgern, deren Narben stark gewunden waren. Bei einer anderen Blüte waren auch fünf Blütenblätter vorhanden, auf welche ein tief herzförmiges, aber ohne Narbenzäpfchen in der Ausrandung, folgte, jedoch mit Samenanlagen an seiner Basis; hieran schlossen sich viele Narbenträger, zwischen denen Wülste von Samenanlagen hervorquollen. Am 19. Juli waren drei vollständig gefüllte Blüten vorhanden mit vier

normalen Blütenblättern; eine andere hatte deren fünf, an welche herzförmige sich anschlossen; von diesen hatten die untersten in ihrer Ausrandung keine Narbenzäpfchen, welche sich bei den höher stehenden fanden, die auch teils an ihrem Grunde Samenanlagen hatten. In der Mitte der Blüte standen mehrere Narbenträger mit Samenanlagen an ihrem Grunde.

Namentlich trat nun im Jahre 1908 eine sehr große Anzahl von ungewöhnlichen Bildungen in den Blüten auf: Am 30. Juli war in einem Blütenstand die Endblüte zwar stark gefüllt, hatte aber in der Mitte Zwischenbildungen zwischen Blütenblättern und Staubgefäßen. Eine seitliche Blüte hatte fünf normale Blütenblätter, auf welche drei kleinere folgten; nach dem Ansatze dieser hatte sich die Blütenachse etwas gestreckt, und es folgten nun an ihr Mittelbildungen zwischen Blütenblättern, Staubgefäßen und Narbenträgern, von welchen einige in den Fig. 65 *a—e* dargestellt worden sind: *a* zeigt eine Anthere, welche an ihrer Spitze sich blütenblattartig verbreitert hat und am Ende Narbenpapillen trägt; eine ähnliche Bildung zeigt die Fig. 65 *b*; während bei der in Fig. *c* dargestellten Bildung beide Antherenfächer fehlen und anstatt des einen Samenanlagen sich gebildet haben; auch hier endigt das ganze mit Narbenpapillen. Ein herzförmiges Blättchen, in dessen Ausbuchtung ein Narbenzäpfchen steht, zeigt Fig. 65 *d*, während Fig. *e* eine blütenblattartig verbreiterte Anthere darstellt. Das Ende der ganzen Blüte bestand aus einem Haufen von Narbenträgern. Bei der anderen der zwei seitlichen Blüten des Blütenstandes folgten auf vier normale Blätter zahlreiche, nach oben an Größe abnehmende, ohne jede Übergangsbildung zu Antheren oder Narbenträgern. Die seitlich von dieser stehende am 4. August sich öffnende Blüte hatte fünf normale Blätter, auf welche zwei kleine folgten, an die sich ein Haufen von Narbenträgern anschloß.

In einem anderen Blütenstand war am 30. Juli die Endblüte flach gefüllt, ohne alle Übergänge zu Staubgefäßen; die eine seitliche Blüte, welche sich am 4. August öffnete, zeichnete sich aber von der Endblüte dadurch aus, daß sie in ihrer Mitte Übergangsbildungen zwischen Blütenblättern und Staubgefäßen besaß, während in der anderen Blüte fünf Blütenblätter sich fanden, an welche sich kleinere anschlossen, die teils in ihrer Ausrandung kleine Narbenzäpfchen trugen; weiter oben folgten dann verschiedene Übergänge zwischen Blütenblättern und Narbenträgern. Gleichfalls am 4. August zeigte eine 4blättrige Endblüte starke, flache Füllung; nur in ihrer Mitte fanden sich einige Übergänge zwischen Blütenblättern und Staubgefäßen. Am 18. August hatte dann eine Blüte vier normale Blütenblätter, auf welche zwei herzförmige folgten, welche in ihrer Ausrandung kein Narbenzäpfchen trugen; hieran schlossen sich vier unregelmäßig herzförmige Blätter und auf diese folgten Übergänge zu Narbenträgern. Von diesen Bildungen war die eine herzförmig und trug nur an dem Ende eines ihrer Lappen Narbenpapillen; die andere war nur schwach ausgerandet und besaß auch nur an einer Seite ihres Endes Narbenpapillen. Den Schluß

der ganzen Blüte bildete ein Haufen teils verkümmerter, an ihrer Basis etwas verbreiterter Narbenträger.

Diese Begonie Nr. 8 zeigte nun namentlich die verschiedensten Ausbildungen und Vermischungen der männlichen und weiblichen Geschlechtsorgane in ihren Blüten, und es fand sich bei ihr weder eine normale männliche noch eine normale weibliche, so daß sich keine Nachkömmlinge erziehen ließen, um zu erproben, ob bei diesen die abweichenden Blütenbildungen sich noch mehr steigern würden, als dies schon bei der sieben Jahre hintereinander beobachteten Pflanze der Fall war.

Eine Begonie, Nr. 9, wurde zwar nur zwei Jahre hintereinander beobachtet, da sie nach dieser Zeit einging, soll aber doch in diesem speziellen Teil besprochen werden, da sich an ihr manche ungewöhnliche Bildungen der Blüten fanden, welche an den vorher angeführten Begonien sich nicht zeigten und von denen daher in den Fig. 50—54 einige zur Anschauung gebracht sind.

Ende August 1903 waren die ersten Blüten ganz normale männliche, worauf aber bald an Stelle der endständigen Blüten neuer Blütenstände Mittelbildungen zwischen männlichen und weiblichen Blüten folgten. In der einen schloß sich an sechs Blütenblätter eine große Anzahl von Staubgefäßen, auf welche zwei weit von einander abstehende Narbenträger folgten mit stark gewundenen Narben; in der Mitte der Blüte stand ein dicker, gewundener Klumpen von Samenanlagen. Bei einer anderen 6blätterigen Blüte folgten auf die Blütenblätter nur vier Staubgefäße, an welche sich ein dicker Büschel von Narbenträgern schloß, welche mit dicken stark gewundenen Narben versehen waren und an ihrer Basis viele Samenanlagen hatten. Eine weitere Blüte hatte vier normale Blätter, auf welche acht allmählich kleiner werdende folgten und auf diese eine Säule von normalen Staubgefäßen. Am 31. August hatte eine Blüte fünf Blütenblätter, auf welche acht normale Staubgefäße folgten, an die sich in der Mitte ein dicker Klumpen von Narbenträgern schloß, zwischen denen Wülste von Samenanlagen hervorgetreten waren.

Im Sommer 1904 zeigten sich erst sehr spät Blütenknospen, welche dann bald wieder abfielen, ohne sich zu öffnen. Erst am 10. September war eine normale weibliche Blüte vorhanden, an welche sich am 15. September folgende Bildungen anschlossen. Zuerst eine Blüte mit vier normalen Blütenblättern, auf welche acht kleinere folgten, an die sich ein Büschel normaler Staubgefäße schloß, so daß in dieser Blüte das männliche Geschlecht allein zum Ausdruck gekommen war, wovon in der anderen Blüte, Fig. 50, sich das Gegenteil zeigte; es hatte diese zwar wie die männliche auch nur vier Blütenblätter, auf diese folgte aber ein Büschel von Narbenträgern und dann in der Mitte ein Wulst von Samenanlagen. Bei einer dritten Blüte, Fig. 51, schloß sich an ihre fünf Blütenblätter nur ein normales Staubgefäß, dann folgten zwei sehr merkwürdig gebildete: bei dem einen, welches in der Abbildung 52 von der inneren und äußeren Seite dargestellt ist, waren zwar die

beiden normalen Pollenfächer vorhanden, es trug aber auf der Mitte seines Rückens eine große Anzahl von Samenanlagen, welche etwas über seinen Rand den Pollenfächern zu übergriffen; während die andere Anthere, Fig. 53, an ihrer Spitze einige Samenanlagen trug. Außerdem war noch in der Blüte eine sehr sonderbare Bildung, Fig. 54, bestehend in einem ziemlich dicken Narbenträger, welcher unterhalb der Narbe an einer Seite ein Pollenfach besaß, und aus welchem noch weiter hinab ein Haufen von Samenanlagen hervorgebrochen war. Auf diese Blüte folgte am 12. Oktober eine nur schwach gefüllte männliche und eine andere ebenfalls nur schwach gefüllte, in welcher die letzten Staubgefäße durch einen dicken Büschel von kurzen Narbenträgern vertreten waren, zwischen welchen sich aber keine Spur von Samenanlagen zeigte.

Mit der Bezeichnung Nr. 10 möge hier eine Begoniensorte folgen, welche in den Gärten unter dem Namen Graf Zeppelin bekannt ist und sich durch ihre feuerroten Blüten auszeichnet, von welcher Sorte aber nicht die Beobachtungen an einem und demselben Stock in verschiedenen Jahren gemacht wurden, sondern an mehreren Stöcken meist zu gleicher Zeit. Diese Beobachtungen werden hier nur deswegen angeführt, weil sich unter denselben einige im vorhergehenden nicht berührte Erscheinungen zeigten.

Ende August 1903 folgten an einer Blüte, welche keinen Fruchtknoten besaß, auf zehn nach innen an Größe abnehmende Blütenblätter allerlei abweichende Bildungen, unter denen besonders die in Fig. 58 *a—e* angedeuteten Verschiedenheiten sich zeigten: das eine Blatt, *a*, war an seinem Ende ausgerandet und hatte in der Einbuchtung ein kleines Zäpfchen, als schwachen Anfang zu einem Narbenträger; ein anderes, *b*, am Ende abgerundetes, besaß an seiner Basis rechts und links eine Leiste von Samenanlagen; ein drittes, *c*, war eiförmig und trug an seiner einen Seite einen gewundenen Narbenwulst, während ein noch anderes herzförmig war und unten an seinen Rändern Samenanlagen trug. Außerdem fand sich eine in Fig. *d* dargestellte Bildung, welche in einem Stiele bestand, der an seiner Spitze einen Narbenwulst trug. In der Mitte der ganzen Blüte befand sich ein unregelmäßig gewundener Klumpen, *f*, aus welchem zahlreiche Samenanlagen hervorgebrochen waren.

Erst im Jahre 1907 würde diese Begoniensorte weiter beobachtet, wobei sich unter ihren zahlreichen abweichend gebildeten Blüten folgende fanden: In einer derselben folgten auf ihre normalen vier Blütenblätter zuerst einige diesen ziemlich gleiche; an diese schlossen sich andere, welche an ihrem Ende, Fig. 59 *a* oder seitlich, *b*, einen dünnen Narbenträger hatten, auf welche Bildungen nun namentlich sehr eigentümliche folgten, bestehend in eiförmigen Blättchen, auf deren Oberseite Samenanlagen in Reihen, Fig. 59 *c*, oder in getrennten Häufchen, *d*, lagen, welche durch ihre weiße Farbe schon für das unbewaffnete Auge sich von dem brennenden Rot ihres Untergrundes abhoben. In der Mitte der Blüte fand sich ein unregelmäßiger Wulst von Samenanlagen. In einer anderen Blüte schloß sich an die vier normalen Blätter ein kleineres, schief

ausgebildetes, Fig. 59 *e*, welches an der einen Seite seiner Basis Samenanlagen hatte; ein anderes war ungefähr wie das von der Begonie Nr. 7 in Fig. 67 *b* dargestellte beschaffen, indem es bei herzförmiger Gestalt in seiner oberen Vertiefung ein kleines Zäpfchen hatte und an seiner Basis sich Samenanlagen fanden. — Eine andere in Fig. 57 dargestellte Blüte hatte vier normale Blütenblätter, woran sich drei kleinere schlossen, auf welche ein Wulst von Samenanlagen folgte, in dessen Mitte ein fadiger Körper mit schwachem Narbenwulst stand. Später wurden dann noch viele abweichend gebildete Blüten beobachtet, welche durch ihre vier Blumenblätter und den Mangel eines Fruchtknotens in der Anlage männlich waren. Die im Laufe der Zeit erscheinenden weiblichen Blüten hatten meist sechs in zwei 3zähligen Kreisen stehende Blütenblätter, waren aber sonst normal gebildet.

Die Begonie Nr. 11 wurde zwar fünf Jahre hintereinander beobachtet, zeigte aber während dieser Zeit keine besonderen Veränderungen, soll jedoch wegen der Streckung der Achse, welche in den meisten Blüten sich zeigte, hier kurz besprochen werden. In allen Jahren waren die weiblichen Blüten ganz normal, nur die männlichen zeigten sich durch eigentümliche, sehr verschieden starke Füllung vom Normalen abweichend. Im Jahre 1904 trugen die Blüten, Fig. 42, nach Ansatz ihrer vier normalen Blätter an der nach diesen sich streckenden Achse zuerst kleinere Blättchen, dann an weiter gestreckter Achse zahlreiche normale Staubgefäße, auf welche schließlich Blütenblättchen mit normalen Staubgefäßen vermischt folgten. Am 15. September zeigte sich eine männliche Blüte, bei welcher an die vier normalen Blätter sich nur acht kleinere anschlossen, worauf ein Büschel normaler Staubgefäße am Ende der auch hier gestreckten Achse folgte.

Im Juli 1905 verhielten sich die männlichen Blüten sehr ähnlich wie die des vorhergehenden Jahres; im Jahre 1906 hingegen, wo die ersten Blüten im Juli verdarben, zeigten sich am 15. August zwei männliche Blüten, bei denen auf ihre vier normalen Blätter nur ein kleines folgte und auf dieses an der gestreckten Achse nur zahlreiche normale Staubgefäße; die Blüte war also nicht gefüllt zu nennen. Darauf erschienen am 11. September drei männliche Blüten mit sehr schwacher Füllung; ebenso waren am 30. September zwei Blüten vorhanden, welche nur wenige Blätter hinter dem Ansatz der vier normalen trugen; eine hatte hier nur zwei Blütenblätter und eine war sogar ganz normal und zeigte keinen Ansatz zur Füllung. Am 8. Oktober waren dann wieder drei männliche Blüten vorhanden, bei denen sich nur sehr wenige Staubgefäße in Blütenblätter verwandelt hatten. Im Jahre 1907 zeigten die männlichen Blüten sich weiter nur sehr schwach gefüllt und ebenso im Jahre 1908. In diesem zeichnete sich namentlich eine Blüte durch die Streckung ihrer Achse zu 1 cm Länge aus, was ihr ein sehr eigentümliches Aussehen verlieh.

Die Begonie Nr. 12 zeigte im Laufe von fünf Jahren sehr eigentümliche Bildungen ihrer Blüten, so daß diese auch verdienen

hier angeführt zu werden. Anfang Juli 1904 traten nur männliche Blüten auf, bei denen sich ein nur kleiner Anfang zur Füllung zeigte, indem auf ihre vier normalen Blütenblätter nur einige wenige kleine folgten; die meisten Staubgefäße waren unverändert und zeichneten sich besonders dadurch aus, daß ihre Filamente sehr lang, bis zu 3 cm, waren und büschelig auseinander gebreitet. Auch gegen Ende Juli waren nur männliche Blüten vorhanden, bei deren einer, Fig. 55, die Achse in einen langen Stiel ausging, welcher an seinem Ende einen kleinen, grünen, genabelten Körper trug, aber keine Narbenpapillen. Erst am 31. Juli zeigte sich eine weibliche und zwar ganz normale Blüte. Bis zum 15. August erschienen dann zwei männliche Blüten; bei einer von diesen, Fig. 56, trug die Achse über dem Ansatz der vier Blütenblätter zuerst Staubgefäße, von denen nur eines seine Anthere in ein löffelförmiges Blättchen verändert zeigte. Nach dem Ansatz dieser Staubgefäße war die gestreckte Achse ganz kahl und trug erst an ihrem Ende einen Büschel von Staubgefäßen. Zugleich mit diesen männlichen Blüten war eine weibliche vorhanden, aber später erschienen nur männliche, so daß in diesem Jahre unter den zahlreichen Blüten sich nur zwei weibliche befanden.

Auch bis zum 13. August 1905 zeigten sich nur männliche Blüten an der Pflanze; am 8. September wurden deren sieben beobachtet. Bei zweien von diesen war nach den dicht auf ihre vier Blütenblätter folgenden Staubgefäßen die Achse etwas verlängert, trug aber am Ende dieser Verlängerung nicht wieder Staubgefäße, sondern die eine ein, die andere zwei kleine Blütenblättchen. Außerdem waren zwei normale weibliche Blüten vorhanden. Am 22. September waren sieben Blüten offen, alle männlich und mit Anfängen zur Füllung, und auch in der Folgezeit zeigten sich nur männliche Blüten.

Am 1. August 1906 waren wieder nur männliche Blüten vorhanden mit schwacher Füllung, ebenso am 15. August und am 11. September, wo eine dieser Blüten einen Anfang zur Füllung zeigte; eine andere hatte am Ende ihrer gestreckten Achse einen Büschel von Staubgefäßen, bei deren einem die Anthere in ein löffelförmiges Blättchen verwandelt war. Am 5. Oktober zeigte dann eine männliche Blüte einen nur schwachen Anfang zur Füllung, und am 16. Oktober waren zwei, am 24. eine männliche Blüte vorhanden ohne jeglichen Anfang zu dieser. In diesem Jahre erschien keine einzige weibliche Blüte.

Am 14. Juli 1907 zeigten sich wieder nur männliche Blüten und zwar deren drei, von denen die eine ohne jeglichen Anfang zur Füllung war, bei den beiden anderen war nur eines der unteren Staubgefäße in ein kleines Blütenblatt verwandelt. Bis zum 19. Juli bildeten sich dann weitere fünf und zwar ganz normale männliche Blüten, ebenso andere fünf bis zum 30. Juli, wo auch eine Knospe zu einer weiblichen Blüte vorhanden war, deren Aufblühen aber nicht beobachtet wurde. Am 4. September waren vier normale männliche Blüten vorhanden und eine männliche, welche sechs Blütenblätter besaß; außerdem war auch eine normale weib-

liche Blüte erschienen, worauf bis zum 18. September wieder nur männliche und zwar ganz normale Blüten sich zeigten.

Im Juli 1908 trat dann an der Pflanze als erste Blüte eine sehr absonderlich gebildete, schon in den Berichten der deutschen botanischen Gesellschaft 1908 S. 588 beschriebenen Blüte auf, Fig. *a*, welche nur aus einem einzigen dütenartigen hochrot gefärbten Blatte bestand und keine Spur von Geschlechtsorganen zeigte. An diese Blüte schloß sich am 30. Juli eine 4blättrige männliche, welche der in Fig. 56 dargestellten sehr ähnlich war. Hierauf erschien am 3. August eine zweite sehr absonderliche Blüte, Fig. *b*, der ersten sehr ähnlich; das einzige hochrote Blütenblatt, aus welchem sie bestand, war aber fast horizontal ausgebreitet. Hierauf erschien am 16. August eine männliche Blüte, auf deren vier normale



Blätter drei kleinere folgten, worauf die Achse, wie in der durch Fig. 56 dargestellten Blüte, sich wieder sehr gestreckt hatte und oben ein Büschel von Staubgefäßen trug. In diesem Jahre zeigte sich keine einzige weibliche Blüte, so daß hier eine Pflanze vorlag, bei welcher fast allein männliche Blüten sich bildeten; in manchen Jahren gar keine weiblichen.

Allgemeiner Teil.

Nach diesen mehr oder weniger eingehenden Besprechungen der Blütenabweichungen, welche sich bei verschiedenen einzelnen Begonienpflanzen im Laufe der Jahre hinter einander zeigten, ist nun eine allgemeine Zusammenfassung dieser Beobachtungen zu geben, wobei noch einige solche eingefügt werden sollen, welche an anderen Knollenbegonien in ähnlicher und auch noch in anderer Richtung im Laufe der Jahre gemacht wurden.

Bekanntlich geht bei den Knollenbegonien, sowie auch den meisten anderen Begonien die Hauptachse des Blütenstandes in eine männliche Blüte aus; die beiden seitlichen Achsen endigen dann entweder sogleich mit einer weiblichen Blüte, oder, was meistens der Fall ist, haben an ihrem Ende wieder eine männliche Blüte und auf diese folgen dann erst die weiblichen an den Seitenachsen. Bei den im Obigen besprochenen und anderen beobachteten Knollenbegonien zeigte sich nun insofern bei den einzelnen eine große Verschiedenheit, als die Blütenstände mehr oder weniger reichblütig waren und hiermit das Zahlenverhältnis der männlichen zu den weiblichen zusammenhing. Waren die Blütenstände reichblütig, so bildeten sich in ihnen nach den männlichen Blüten auch zahlreiche weibliche aus, waren sie wenigblütig, so überwogen die männlichen Blüten. Am auffallendsten war dies bei der im Obigen unter Nr. 12 besprochenen Pflanze, bei welcher die Blütenstände meist nur einblütig waren, womit es in offenbarem Zusammenhang stand, daß sich an der Pflanze in manchen Jahren keine einzige weibliche Blüte entwickelte. Bei allen Begonien zeigte sich aber diese Erscheinung durchaus nicht, nur bei den im Vorstehenden beschriebenen, welche wohl alle oder doch meistenteils aus Kreuzungen zwischen der *Begonia boliviensis* und *B. Pearcei* oder den Verwandten dieser beiden Arten entstanden sind. So ist z. B. die heutzutage unter dem Namen *Gloire de Lorraine* vielfach verbreitete Begoniensorte sehr reichblütig, entwickelt aber fast nur männliche Blüten. Besonders ist aber zu betonen, daß das Zahlenverhältnis der männlichen Blüten zu den weiblichen in den einzelnen Blütenständen auch mit der Jahreszeit im Zusammenhang steht, nicht allein mit der Reichblütigkeit der Blütenstände. So traten z. B. bei einer im Obigen nicht besprochenen Begonie zuerst nur männliche Blüten auf, waren dann, als sich weibliche zeigten, doch noch lange in der Überzahl, bis erst im September die Zahl der weiblichen ungefähr die gleiche war, wie die der männlichen. In einem anderen Falle erschienen im Herbst nur männliche Blüten und in noch einem anderen waren schon im August nur männliche Blüten vorhanden. Bei der als Nr. 12 besprochenen Begonie traten in einzelnen Jahren nur männliche Blüten auf, was wohl, wie schon gesagt, mit der Einblütigkeit vieler ihrer Blütenstände zusammenhing. Im Allgemeinen schienen diese Verhältnisse sowohl mit der inneren Anlage der Pflanzen in Zusammenhang zu stehen wie mit äußeren Einflüssen, der verschiedenen Ernährung und Belichtung.

Was die Zahl der Blütenblätter angeht, so waren bei den in Rede stehenden Knollenbegonien in den normalen Blüten vier vorhanden, in den weiblichen deren fünf. Von diesen Zahlen kamen aber bei den männlichen Blüten, abgesehen von den gefüllten, sehr viele Ausnahmen vor. Manchmal waren in denselben anstatt der vier normalen Blütenblätter deren fünf vorhanden, seltener sechs, welche in einem Falle ganz regelmäßig in zwei Kreisen angeordnet waren, die drei des inneren Kreises abwechselnd mit den dreien des äußeren. Aber auch eine Verminderung

der normalen Vierzahl der Blütenblätter kam manchmal in den männlichen Blüten vor, nämlich auf drei, besonders bei der unter Nr. 2 besprochenen Pflanze, höchst selten auf zwei. Bei den weiblichen Blüten zeigte sich aber nur höchst selten eine Abweichung von der normalen Fünfzahl ihrer Blätter; in einem Falle hatte eine solche Blüte sechs Blätter und in noch einem anderen nur drei.

Die Größe, Form und Berandung der Blütenblätter ist bei den Begonien bekanntlich eine sehr verschiedene, bei den Blüten eines und desselben Pflanzenstockes aber im Allgemeinen die gleiche. In neuerer Zeit hat man auch Begonien gezogen, welche auf der Oberseite ihrer Blütenblätter eine Art von Kamm haben, dessen Größe sich wohl bei der Züchtung aus Samen immer mehr verstärkt hat. Um so interessanter war daher eine Pflanze, bei welcher diese Bebartung von Jahr zu Jahr zunahm. Im Jahre 1904 war dieselbe eine nur sehr schwache, im folgenden Jahre schon eine etwas stärkere und nahm dann im Jahre 1906 noch mehr zu, fand sich aber erst nur auf den beiden äußeren Blättern der männlichen Blüten. Ebenso waren im Juli 1907 an zwei männlichen Blüten die äußeren beiden Blätter noch stärker bebartet, aber namentlich war eine weibliche Blüte dadurch bemerkenswert, daß auf einem ihrer fünf Blätter ein fadenartiger Auswuchs sich zeigte, während in früheren Jahren die Blätter der weiblichen Blüten keine Spur von einem Bartanfang zeigten. An diese Blüte schloß sich am 30. Juli eine andere weibliche, welche auf einem ihrer Blätter zwei fadige, gleich lange Auswüchse hatte, das zweite hatte auch zwei solche Auswüchse, der eine derselben war aber kürzer als der andere, das dritte und vierte Blatt hatte nur einen einzelnen fadigen Auswuchs und das fünfte besaß gar keinen. Später zeigte sich eine männliche Blüte, bei welcher eines ihrer Blätter einen starken Doppelbart hatte, das zweite nur einen schwachen Anfang hierzu, während die beiden inneren Blätter ganz bartlos waren. Hieran schlossen sich am 13. September zwei männliche Blüten, welche auf allen ihren vier Blättern bebartet waren, die beiden äußeren stärker als die beiden inneren. Eine andere männliche Blüte hatte nur auf ihren äußeren beiden Blättern einen Doppelbart; zugleich fand sich eine weibliche Blüte, welche auf ihren beiden äußeren Blättern einen Doppelbart hatte, die drei inneren waren unbebartet. Es hatte hier also die Bebartung der Blütenblätter im Laufe einer Blüteperiode zugenommen. Es geschah dies auch im Jahre 1908, wenn auch nicht in sehr bedeutendem Maße, so daß auf diese Zunahme nicht weiter eingegangen werden soll.

In Bezug auf die Farbe der Blütenblätter ist nur dies zu sagen, daß sich dieselbe bei den Blüten eines und desselben Pflanzenstockes dauernd ungefähr gleich zeigte, höchstens in der Intensität etwas verschieden, was wohl von der verschiedenen Beleuchtung herrührte. Daß in dem Kreise der Farbenvariationen der Begonienblüten das Blau vollständig fehlt, dürfte allgemein bekannt sein, auch das zu ihm überleitende Violett hat bei der Züchtung neuer Sorten noch nicht erzielt werden können.

Die hauptsächlichsten abweichenden Bildungen zeigen nun bei den Begonienblüten die Geschlechtsteile, deren Verschiedenheiten die Abbildungen der beifolgenden Tafeln andeuten sollen. Sowohl in den männlichen, als auch in den weiblichen Blüten kommen abweichende Bildungen der Geschlechtsteile vor, bei den männlichen aber bedeutend stärker als bei den weiblichen und es gibt Fälle, wo die männlichen Blüten einer Pflanze eine ganze Musterkarte von abweichenden Bildungen der Geschlechtsteile zeigen, während diese bei den weiblichen Blüten ganz normal gebildet sind.

Was zuerst die männlichen normalen Blüten angeht, so folgt bei diesen auf ihre vier Blütenblätter bekanntlich eine sehr große Anzahl von Staubgefäßen, deren Filamente sehr kurz sind, so daß die Antheren dicht gedrängt stehen. Von diesem Verhalten fand sich bei einer, im Obigen als Nr. 11 beschriebenen Begonie eine Ausnahme, indem hier, Fig. 55 und 56, die Staubgefäße sehr lange Filamente besaßen, so daß sie weit auseinander spreizten, auch saßen bei diesen Blüten die Filamente nicht wie sonst einer kurzen Achse an, sondern oft war letztere stark gestreckt, und ein Schopf von Staubgefäßen befand sich an ihrem Ende, Fig. 56. — Einen noch anderen Ausnahmefall zeigte eine im Vorhergehenden nicht besprochene Begonie dadurch, daß in einer ihrer Blüten die Staubgefäße sich nicht in einem einzigen Büschel befanden, sondern daß sich hier deren zwei, vollständig voneinander getrennte zeigten.

Bei den meisten beobachteten Begonienpflanzen waren die abweichenden Bildungen in deren männlichen Blüten dadurch hervorgebracht, daß ihre Staubgefäße in mehr oder weniger große Blütenblätter sich umgebildet hatten. In einigen Fällen geht, wie schon längst bekannt, diese Umbildung so weit, daß die ganzen Blüten nur aus Blütenblättern zusammengesetzt sind, welche entweder eine ganz ebene Fläche bilden, oder, was meistens der Fall ist, so angeordnet sind, daß sie der Blüte ein halbkugeliges oder kegeliges Aussehen verleihen. Beide Fälle kamen bei der Begoniensorte Goldkron vor, entweder zugleich an einer und derselben Pflanze, oder bei verschiedenen Stöcken. Bei solchen Blüten, welche durch Umwandelung aller ihrer Staubgefäße stark gefüllt worden sind, geschieht es dann manchmal, daß oberhalb des Ansatzes der Blütenblätter an der Achse mehrere Seitenachsen in den Achseln der untersten aus Staubgefäßen umgewandelten Blütenblätter auftreten, welche ihrerseits nun dichtgedrängte Blütenblätter tragen. An dieser Stelle mag auch ein Fall erwähnt werden, in welchem solche soeben genannte Seitenblüten nicht dicht gedrängt standen, sondern durch Streckung der Blütenhauptachse ein Stück von einander gerückt waren, so daß hier anstatt einer einzelnen stark gefüllten Blüte sich ein kleiner Zweig von solchen fand, eine Erscheinung, welche schwer abzubilden war, welche man aber leicht sich wird vorstellen können.

Daß die Stärke der Füllung der männlichen Blüten bei einer und derselben Pflanze eine wechselnde ist, bald eine größere, bald eine geringere, zeigte besonders die als Nr. 11 beschriebene Begonie. Manchmal, z. B. bei der Begonie Nr. 6, ließ sich eine Ab-

nahme der Füllung gegen den Herbst hin beobachten. Über diese Periodicität in der Blütenfüllung hat auch schon de Vries, Mutation I. S. 550 und 642, Angaben gemacht.

Bei der Umbildung der Staubgefäße in Blütenblätter ist dann die Reihenfolge noch eine sehr verschiedene; es beginnt die Umbildung entweder bei den untersten Staubgefäßen und nimmt nach oben hin allmählig ab, was der häufigste Fall ist, oder es stehen normale Staubgefäße mit umgewandelten untermischt und das Ende der Blüte schließt mit normalen Staubgefäßen ab, oder es steht, was am eigentümlichsten aussieht, am Ende der Blütenachse, nachdem diese normale Staubgefäße getragen hat, ein Schopf von Blütenblättern. Namentlich ist aber die Stärke der Umwandelung von Staubgefäßen in Blütenblätter eine sehr verschieden große, über welche Bildungen sich im speziellen Teil Näheres findet, wovon aber, mit Ausnahme von Fig. 28, keine Abbildungen gegeben sind.



Die häufigsten abweichenden Bildungen von Begonienblüten finden wir in denjenigen, welche wegen ihrer vier Blütenblätter und des Mangels eines Fruchtknotens als männlich angelegte erscheinen, in der Weise, daß die männlichen und weiblichen Geschlechtsorgane in ihnen vereinigt, wenn auch unvollkommen ausgebildet sich finden. Von diesen soll aber erst später die Rede sein, wenn die abweichenden Bildungen der Geschlechtsorgane in den rein weiblichen Blüten angeführt worden sind; und ehe zu diesen übergegangen wird, mag an dieser Stelle erwähnt werden, daß bei den soeben besprochenen männlichen Blüten der Begonien sich niemals eine Umbildung ihrer vier Blütenblätter in Staubgefäße beobachten ließ; wohl aber zeigte sich ein in der obigen Abbildung dargestellter Fall einer Übergangsbildung von einem Blütenblatt zu einem Laubblatt. Diese Blüte war auch noch dadurch eigentümlich, daß sie nicht, wie die normalen, vier Blütenblätter besaß, sondern deren nur drei. Im Zusammenhange damit, daß eines

dieser Blätter zur Hälfte grün, nicht wie die anderen beiden weiß gefärbt war, stand es offenbar, daß diese Blüte eine längere Zeit frisch blieb, als die anderen mit ihr zugleich aufgegangenen; zuerst fielen dann an ihr die beiden rein weißen Blätter ab und erst später das am oberen Ende grün gefärbte.

Weiter sei hier angeführt, daß manchmal, wenn auch nur selten, die im Blütenstand der Begonien oder diesem voraufgehenden schuppigen Hochblätter Übergangsstufen zu Laubblättern zeigen und dann nicht, wie die sonstigen Hochblätter, zeitig abfallen, sondern ein längeres Leben haben, was besonders dann geschieht, wenn sie an einem Blütenstande sich befinden, in welchem ein Fruchtansatz stattgefunden hat.

Die weiblichen Blüten haben bekanntlich, wenn sie normal gebildet sind, bei den in Rede stehenden Knollenbegonien einen unterständigen 1—3flügeligen Fruchtknoten, welcher oberhalb des Ansatzes von fünf Blütenblättern in drei Narbenträger ausgeht, von denen jeder an seinem Ende zwei mehr oder weniger pfropfenzieherartig gewundene Narben besitzt. Von der 5Zahl der Blütenblätter kamen nur selten bei den im speziellen Teil besprochenen Begonien Ausnahmen vor, auch die Stellung des Fruchtknotens war meistens eine normale; um so interessanter zeigten sich die Ausnahmen, bei denen sich eine ganze Reihe von Übergangsstufen von einem vollständig unterständigen Fruchtknoten bis zu einem vollkommen freien, oberständigen aufstellen ließ, wie die beifolgenden Figuren andeuten; in den durch Fig. 12, 27, 36, 40 und 43 dargestellten Fällen war derselbe zur Hälfte unterständig, zur Hälfte oberständig; die Fig. 29 und 39 stellen Fälle dar, wo sein größter Teil oberständig war, während in den Figuren 6, 30, 37, 38 und 47 ein vollständig freier oberständiger Fruchtknoten sich zeigt. Besonders interessant war der in Fig. 41 dargestellte im speziellen Teil nicht angeführte Fall, wo sich in einer Blüte oberhalb von einigen Staubgefäßen vier Fruchtknoten befanden — in der besagten Fig. 41 sind sie der Deutlichkeit wegen etwas zu lang dargestellt, — von denen jeder eine sitzende Narbe trug. — Die Zahl der Narbenträger war auf den ungewöhnlich gestellten Fruchtknoten eine sehr verschiedene, zwar zeigten sie meistens die Dreizahl, Fig. 12, 36, 37, 39 und 40, wozu in einigen Fällen, Fig. 27 und 29, ein ungewöhnlich gebildeter Griffel in der Mitte der Blüte kam; in anderen Fällen waren mehr als drei Narbenträger vorhanden, wie die Fig. 30 und 47 zeigen. Besonders eigentümlich war der in Fig. 38 dargestellte Fall, wo der freie oberständige Fruchtkoten an seinem Gipfel zwei Narbenträger hatte, während zwei sich gegenüber stehende seitliche aus seiner Mitte entsprangen. Diese teils ganz, teils nur zur Hälfte oder noch weniger oberständigen Fruchtknoten zeigten dann noch oft die Eigentümlichkeit, daß dort, wo an ihrem Gipfel die Narbenträger entsprangen, ein Wulst von Samenanlagen hervorgequollen war. Zu erwähnen ist noch, daß solche Blüten mit ungewöhnlich gestelltem Fruchtknoten sich nur hier und da bei den einzelnen Begonien zwischen denen fanden, welche einen normal gestellten Fruchtknoten hatten. Besonders

zeigten sich Blüten mit ungewöhnlich gestelltem Fruchtknoten bei der im speziellen Teil als Nr. 2 besprochenen Begonie, wie die Fig. 36—40 zeigen können.

Höchst selten waren nun solche Fälle, wo in weiblichen Blüten die Narbenträger in blütenblattartige Gebilde umgewandelt waren, und es ist ja auch bekannt, daß dann, wenn an Begonien Blüten gefüllt sind, dies nur an den männlichen der Fall ist, und daß bei den weiblichen sich keine Spur von Füllung zeigt. Um so bemerkenswerter ist daher der Fall, welchen die unter Nr. 4 S. 92 beschriebene Pflanze zeigte, bei welcher die drei Narbenträger in sehr verschiedener Weise in blütenblattartige Gebilde umgewandelt waren, von denen einige in den Fig. 60 und 60 *a—g* dargestellt worden sind. Bei einer anderen besprochenen Begonie, Nr. 5, trat diese Neigung der weiblichen Blüten, gefüllt zu werden, weniger auffällig hervor, wie die Fig. 60 *a—h* anschaulich machen wird. Eine nähere Besprechung der beginnenden Füllung der weiblichen Blüten einer noch anderen Begonie würde zu weit führen und auch nichts wesentlich Neues bringen.

Wenn nun auch in den Begonienblüten, welche sich durch ihren unterständigen Fruchtknoten, ihre fünf Blütenblätter und ihre Narbenträger als weibliche zeigten, allerlei ungewöhnliche Bildungen vorkamen, wie dies soeben dargetan wurde, so fanden sich in ihnen doch niemals irgend welche, wenn auch noch so schwach angedeutete männliche Geschlechtsorgane. Das Umgekehrte war, wie schon oben erwähnt wurde, bei denjenigen Blüten der Fall, welche durch ihre vier Blütenblätter, den Mangel eines Fruchtknotens, außer dem Vorhandensein von Staubgefäßen zeigten, daß sie der Hauptsache nach männliche seien. Bei diesen war nun die Bildung von Teilen der weiblichen Organe, wie viele Figuren der beigegebenen Tafeln zeigen können, eine besonders mannigfaltige, wenn man auch sagen muß, daß die weiblichen Organe bei diesen Blüten in keinem einzigen — auch wohl kaum mit Ausnahme des in Fig. 41 angedeuteten — zur vollständigen Ausbildung kamen, so daß man hier durchaus nicht von Zwitterblüten reden kann, da es ja zu einer Zwitterblüte gehört, daß beide Geschlechtsorgane so normal ausgebildet sind, daß in diesen Blüten Früchte entstehen können. Es war dies niemals bei der nicht vollkommenen Ausbildung der weiblichen Organe in den vorliegenden Blüten möglich.

Die Bildungen solcher unvollkommener weiblicher Geschlechtsorgane in diesen Blüten waren nun sehr mannigfaltiger und interessanter Natur, so daß besonders auf diese an der Hand der Abbildungen kurz einzugehen ist. Es kamen solche Fälle vor, wo die Staubgefäße alle durch Narbenträger vertreten waren, Fig. 4, an deren Grund dann manchmal auf der Blütenachse Samenanlagen saßen, Fig. 5, 45, 46, oder wo solche Samenanlagen auf Wülsten am Ende der Blütenachse frei da lagen, Fig. 23 und 50. In einem Falle, Fig. 2, trug die Blütenachse zuerst nur ein Staubgefäß, auf welches mehrere Narbenträger folgten; in einem anderen, Fig. 1, befanden sich unten an der Blütenachse zuerst mehrere Staubgefäße, auf welche mehrere Narbenträger folgten, worauf die Blüte

mit einem Klumpen von Samenanlagen schloß; während in den durch Fig. 48 und 51 angedeuteten Bildungen eine Ansammlung von Samenanlagen auch unten an der Blütenachse zwischen den dort ansitzenden Staubgefäßen sich fand. Ferner stellen die Fig. 8 und 24 Blüten dar, in welchen die Staubgefäße erst auf Narbenträger folgten, nicht, wie in den soeben genannten Fällen, ihnen vorauf gingen. Dann zeigt Fig. 18 eine Blüte, an deren Achse zuerst Staubgefäße sich fanden, auf welche Narbenträger folgten, deren einer mit Samenanlagen auf seiner Oberseite versehen war, und wo das Ganze wieder mit Staubgefäßen abschloß. Weiter war eine Blüte, Fig. 31, dadurch sehr merkwürdig, daß in ihr der unterste Narbenträger durch eine Achse vertreten war, welche mehrere Staubgefäße trug und am Grunde ihrer Oberseite Samenanlagen, Fig. 32.

In den meisten dieser Fälle schlossen sich Staubgefäße und Narbenträger ohne Übergangsbildungen an einander an; besonders interessant waren aber solche Fälle, wo an der Grenze zwischen Staubgefäßen und Narbenträgern sich Bildungen fanden, welche ein Mittelding zwischen beiden zeigten, einen Teil von männlichen und einen Teil von weiblichen Geschlechtsorganen in sich vereinigt zeigten, wofür die beifolgenden Figuren Belege liefern werden, welche nach der Reihenfolge ihrer Zahlen hier noch einmal kurz berührt werden sollen, nachdem in der speziellen Besprechung schon früher auf dieselben aufmerksam gemacht worden ist: Fig. 9 stellt ein Staubgefäß dar, dessen Anthere am Ende in zwei Narbenpapillen tragende Zipfel ausgeht; Fig. 10 eine Anthere, an welcher das eine Fach durch hervorgequollene Samenanlagen vertreten ist und welche in ein mit Narbenpapillen abschließendes Ende ausgeht; Fig. 14 bezeichnet eine Anthere, deren Spitze in eine 2lappige Narbe ausging; in der Fig. 15 ist eine Anthere dargestellt, welche, wie die in Fig. 10 zur Anschauung gebrachte, sich verhielt, aber an ihrem Ende in zwei getrennte, Narbenpapillen tragende Arme ausging. Weiter zeigt Fig. 16 ein in ein kleines Blütenblatt verändertes Staubgefäß, welches an seinem Stiele zwei Samenanlagen trug. In Fig. 19 *a* ist ein Staubgefäß dargestellt, an dessen Spitze sich ein Wulst von Narbenpapillen fand. Namentlich eigentümlich waren aber zwei in Fig. 21 und 22 dargestellte Mittelbildungen, bei deren einer, Fig. 21, ein antherenartiger Körper nur an seiner einen Seite ein Pollenfach hatte, und auf der oberen Seite seines Stieles mehrere Samenanlagen; während die andere, Fig. 22, auf ihrem Stiel auch Samenanlagen trug, mehr hinauf an der einen Seite ein Pollenfach, und dann in zwei verschieden große, Narbenpapillen tragende Köpfe ausging. In Fig. 52 ist eine Anthere von zwei Seiten her dargestellt, welche auf ihrem Rücken Samenanlagen trug; die Fig. 53 zeigt eine solche, wo an der Spitze sich Samenanlagen fanden; während in Fig. 54 eine Bildung zur Anschauung gebracht worden ist, an deren Stiel sich mehrere Samenanlagen zeigten, worauf ein Pollenfach folgte und welche in eine 2schenkelige Narbe ausging. Fig. 63 zeigt weiter eine merkwürdige Mittelbildung, indem hier ein antherenartiger Körper,

welcher am Ende in einen Narbenträger ausgeht, an seiner einen Seite ein Pollenfach trägt, während auf der anderen Seite Samenanlagen hervorgetreten sind. Die Fig. 65 *a*, *b*, *c* zeigen dann weitere Mittelbildungen und in Fig. 66 ist ein Fall dargestellt, wo eine Anthere durch eine Bildung vertreten war, welche an einem seitlichen Auswuchs viele Samenanlagen trug und am Ende in einen Narbenträger mit gespaltener Narbe ausging. Endlich sind in den Fig. 67 *a—g* Bildungen dargestellt, welche sich bei der Begonie Nr. 7 fanden, welche zwar nicht Mittelstufen zwischen männlichen und weiblichen Organen zeigten, aber doch insofern interessant waren und hier anzuführen sind, weil sich in ihnen anstatt der Staubgefäße Blättchen zeigten, welche die Natur von Fruchtblättern hatten, indem sich an ihnen Samenanlagen fanden und sie teilweise an vorstehenden Zäpfchen Narbenpapillen trugen.

Nach allem zeigten diese in einer ganzen Reihe von Fällen besprochenen Blüten, welche ihrer Anlage nach männliche waren, eine ganze Musterkarte von Übergangsbildungen zu weiblichen, aber zur Bildung von wirklichen Zwitterblüten, in denen beide Geschlechtsorgane normal ausgebildet und funktionsfähig waren, kam es dabei, wie schon gesagt, niemals.

Da ja schon eine große Menge von abweichenden Bildungen bei Begonienblüten beobachtet worden ist, besonders auch solche, welche wie ein Teil der vorliegenden zeigen, daß die Blattorgane dieser Blüten die Anlage besitzen, sich sowohl zu Staubblättern wie zu Fruchtblättern auszubilden, so könnte die vorliegende Besprechung überflüssig erscheinen. Die Hauptursache, weswegen die vorstehenden Mitteilungen aber dennoch gemacht wurden, bestand aber, wie schon eingangs gesagt wurde, darin, eingehend zu zeigen, wie Begonien, welche in ihren Blüten abweichende Bildungen zeigen, sich im Laufe der Jahre verhalten, ob bei einem und demselben Pflanzenstock — also nicht bei der geschlechtlichen Fortpflanzung — dieselben sich gleich bleiben, oder ob sie sich steigern oder vermindern. In dieser Beziehung konnten nun zwar nicht viele Pflanzen beobachtet werden, da sie oft zugleich mit ihrer Anlage, abweichend gebildete Blüten hervorzubringen, auch eine gewisse Lebensschwäche zeigten, bei welcher sie nach einigen Jahren zugrunde gingen. Namentlich fand sich aber eine unter der Bezeichnung Nr. 1 im Vorhergehenden näher besprochene Pflanze, welche in der Bildung abweichender Blüten im Laufe der Jahre eine kleine Steigerung zeigte, auch bei der als Nr. 8 angeführten Begonie war solche Steigerung zu bemerken, während dieselbe bei anderen, mehrere Jahre hintereinander beobachteten Begonien nicht zu erkennen war. Weiter ließ sich in einigen Fällen, besonders in Bezug auf die Füllung der männlichen Blüten, welche in manchen Fällen vom Sommer zum Herbst abnahm, in anderen Fällen eine Zunahme zeigte, vermuten, daß die Zunahme oder Abnahme der abweichenden Bildungen einer Jahresperiode von äußeren Umständen abhing; ganz sicheres ließ sich über diesen Punkt aber nicht ermitteln. In dieser Beziehung ist auch noch zu bemerken, daß manchmal in einem und demselben Blütenstande

sich zu gleicher Zeit Blüten ganz normaler Natur und solche mit den verschiedensten Bildungsabweichungen fanden.

Es lag sehr nahe, Versuche zu machen, um zu erkunden, wie die von abweichend gebildeten Blüten stammenden Sämlinge sich verhalten würden. Diese Versuche scheiterten aber vor allen Dingen daran, daß die abweichend gebildeten weiblichen Blüten nach Bestäubung mit männlichen desselben oder eines anderen Begonienstockes fast niemals keimfähige Samen brachten. Namentlich wurde zu solchen Versuchen die als Nr. 2 besprochene Begonie benutzt, deren Blüten besonders durch ihren oft ganz freien oberständigen Fruchtknoten, Fig. 36—40, sich auszeichneten. Es schwollen aber nach deren Bestäubung diese Fruchtknoten entweder gar nicht an oder, wenn sie es taten, bildeten sich zu Kapseln aus, in denen keine vollkommenen Samen sich fanden. Nur in einem Fall geschah dies, aber nur in sehr spärlicher Weise. Die wenigen erzogenen Sämlinge zeigten alle keine solchen abweichenden Blüten wie die Eltern, nur mit einer Ausnahme, indem sich an einem derselben eine weibliche Blüte mit einem zur Hälfte oberständigen Fruchtknoten fand. Übrigens ist auch zu bemerken, daß bei der Fortpflanzung der Begonien durch Samen die Resultate der Bestäubungen insofern von keiner entscheidenden Bedeutung sind, als man die zu den Experimenten benutzten Blüten sehr isolieren muß, indem nicht nur die Bienen von der einen männlichen zu der anderen fliegen, um in ihnen den Pollen zu sammeln, wobei nicht aller in den Blüten befindliche Pollen rein bleibt, indem er durch die Bienen mit dem von anderen männlichen Blüten gebrachten vermischt wird, sondern daß namentlich auch der Wind den Pollen, wenn derselbe mehr ausgetrocknet ist, leicht fortwehen und auf die weiblichen Blüten bringen kann.

Allem Anschein nach würde aber die Fortpflanzung der vorliegenden Mißbildungen bei der Erziehung von Sämlingen auch deswegen nicht eintreten, weil die zum Experiment benutzten Pflanzen in einem krankhaften Zustande sich befinden, was ihr Eingehen, welches sich bei einzelnen nach einigen Jahren zeigte, sehr wahrscheinlich macht. Es werden also diese Pflanzen mit abweichenden Bildungen ihrer Blüten schwerlich den Anlaß dazu geben etwa eine Rasse zu ziehen, deren Blüten einen oberständigen Fruchtknoten haben oder gar in Wirklichkeit zwitterig sind. In freier Natur werden sich solche Rassen namentlich deswegen nicht bilden können, weil hier die Kreuzung mit anderen, nicht abweichend gebildeten Blüten nicht verhindert ist, ein Umstand, welcher ja überhaupt bewirkt, daß eine an einer Pflanze auftretende abweichende Bildung in ihren Nachkommen sich nicht fortpflanzt, wenn nicht eine innere Anlage hierzu vorhanden ist, auf deren weiteres Eintreten in die Erscheinung dann auch noch äußere Verhältnisse direkt einen Einfluß ausüben werden. Von den Erscheinungen, wie sie bei der Kultur der Pflanzen sich zeigen, ist man nicht berechtigt, ohne Weiteres einen Schluß auf die Weiterentwickelung im Pflanzenreiche, wie sie sich in der freien Natur vollzieht, zu machen.

Erklärung der Tafeln III—V.

Abweichende Blütenbildungen von Knollenbegonien, meist teilweise schematische Figuren. Näheres hierüber Seite 82.

Fig. 1—35 Blütenabweichungen von der Seite 82 als No. 1 beschriebenen Begonie:

Fig. 1—6 s. S. 83.
Fig. 7 s. S. 84.
Fig. 8—17 s. S. 85.
Fig. 18—23 s. S. 86.
Fig. 24—32 s. S. 87.
Fig. 33—35 s. S. 88.

Fig. 36—40 Blütenabweichungen von der Seite 88 beschriebenen Begonie No. 2.

Fig. 36 s. S. 88.
Fig. 37—40 s. S. 89.

Die meisten folgenden Figuren von Begonien, welche im Text an verschiedenen Stellen beschrieben wurden:

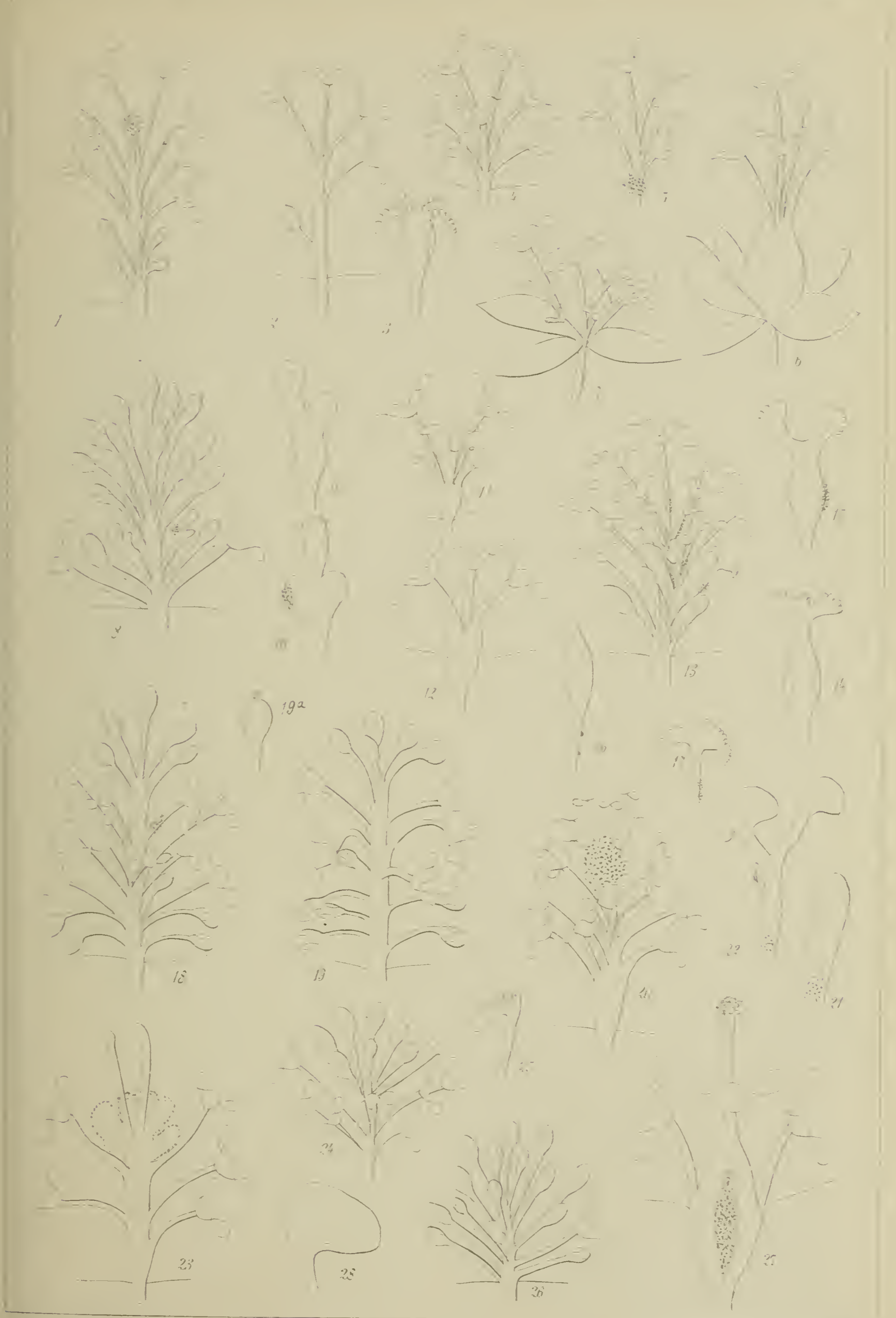
Fig. 41 s. S. 109.
Fig. 42 s. S. 102.
Fig. 43—45 s. S. 91.
Fig. 46 s. S. 92.
Fig. 47 s. S. 109.

Fig. 48 und 49 zwei Blüten von einer im Text nicht weiter beschriebenen Begonie.

Fig. 50—52 s. S. 100.
Fig. 53—54 s. S. 101.
Fig. 55—56 s. S. 103.
Fig. 57 s. S. 102.
Fig. 58—59 s. S. 101.
Fig. 60 s. S. 92 u. 93.

Fig. 61 Umwandlung eines Narbenträgers von einer im Text nicht besprochenen Begonie.

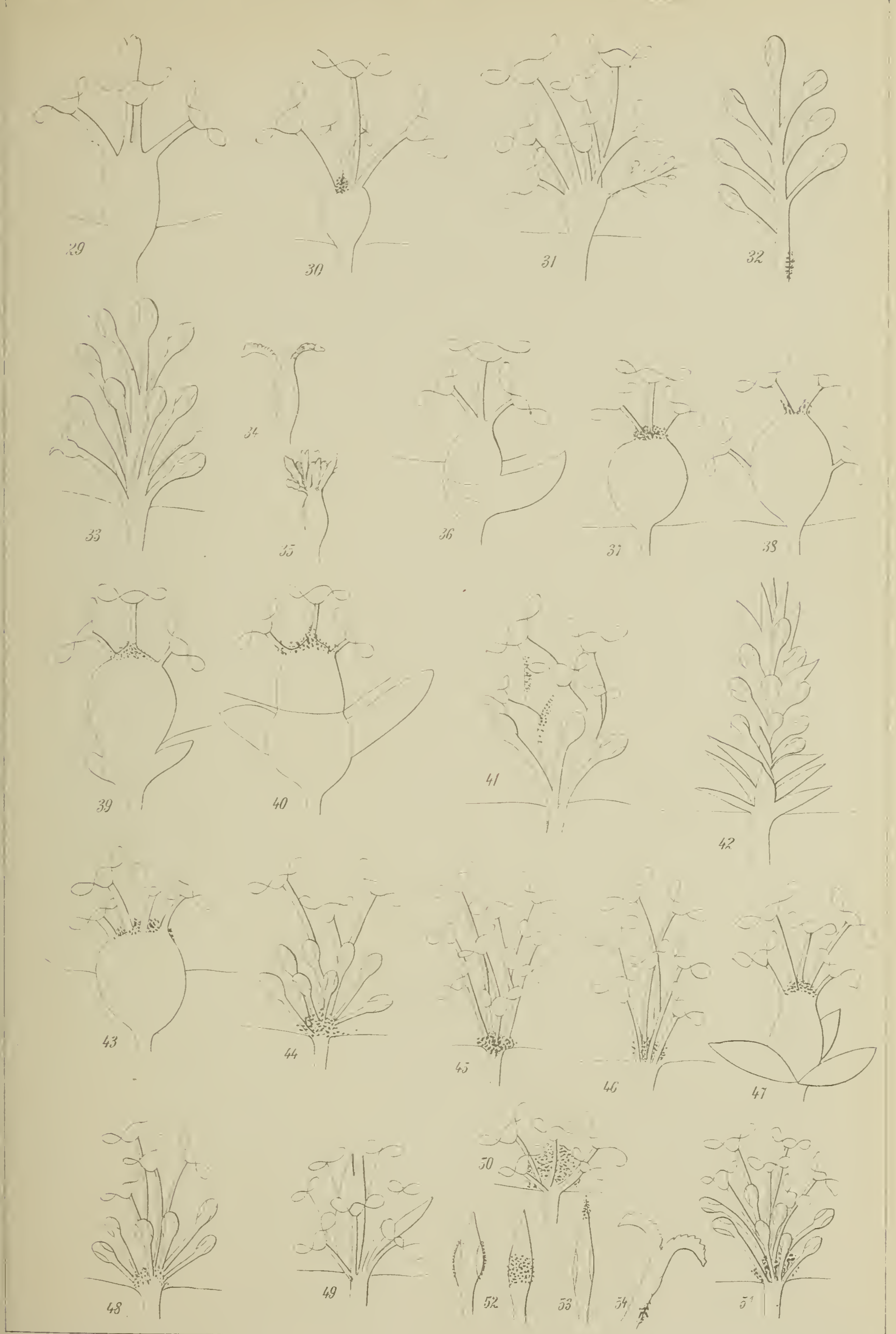
Fig. 62 s. S. 93.
Fig. 63 s. S. 111.
Fig. 64 s. S. 93.
Fig. 65 s. S. 99.
Fig. 66 s. S. 112.
Fig. 67 s. S. 95 u. 96.



Friedr. Hildebrand del.

Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.

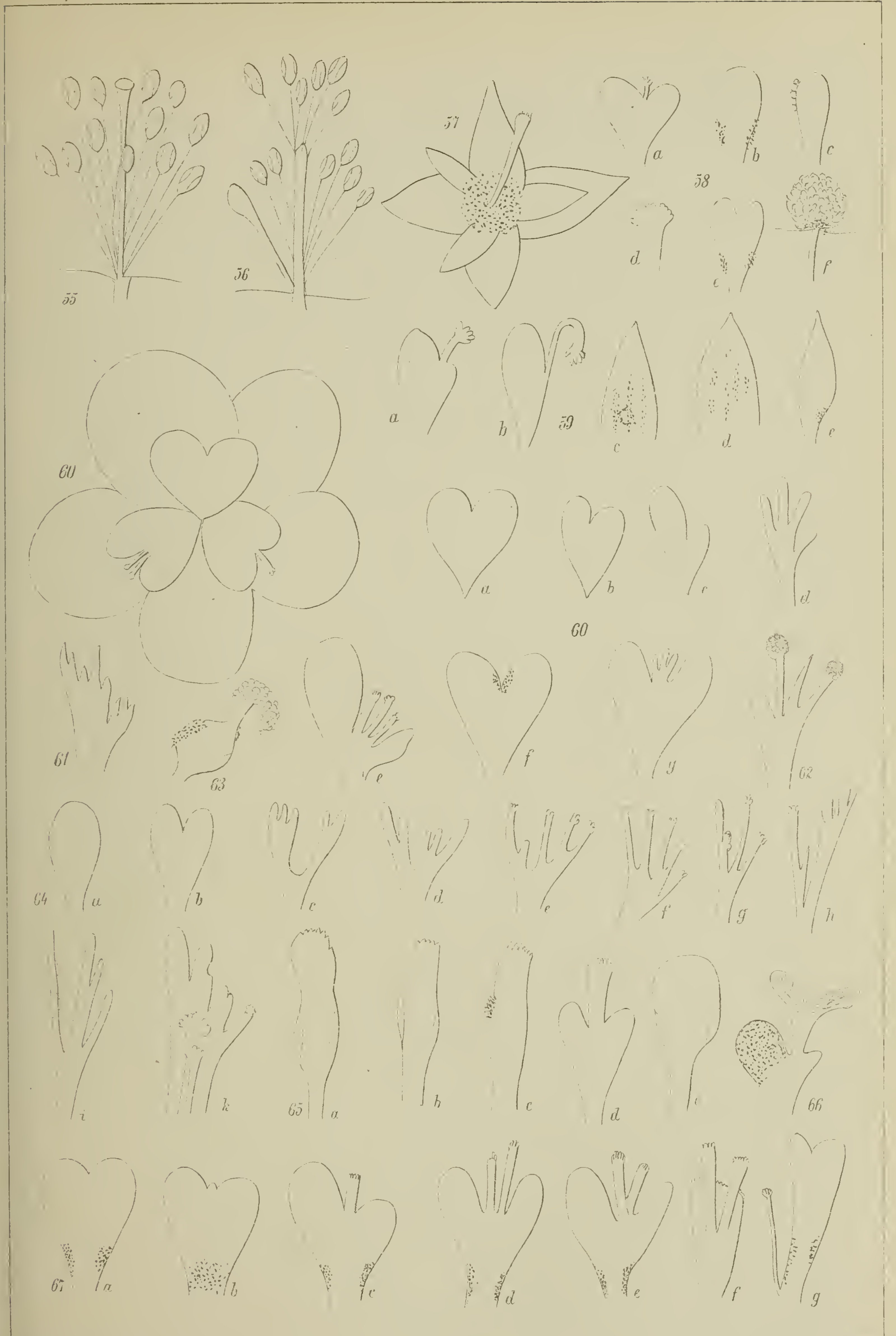

BRITISH MUSEUM
B D
NATURAL HISTORY



Friedr. Hildebrand, del.

Verlag von C. Heinrich, Dresden. N.


BRITISH MUSEUM
B
D
NATURAL HISTORY



Friedr. Hildebrand del.

Verlag von C. Heinrich Dresden-N.



Beihefte

zum

Botanischen Centralblatt.

Original-Arbeiten.

Herausgegeben

von

Prof. Dr. O. Uhlworm und Prof. Dr. F. G. Kohl
in Berlin in Leipzig.

Band XXV.

Erste Abteilung:
Anatomie, Histologie, Morphologie und Physiologie der Pflanzen.

Heft 2.



1910
Verlag von C. Heinrich
Dresden-N.

Ausgegeben am 18. März 1910.

Inhalt.

Die Beiträge erscheinen in zwangloser Folge. Jeder Band umfaßt 3 Hefte. Preis des Bandes M. 16.—.

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen oder direkt vom Verlage C. Heinrich, Dresden-N.

Zusendungen von Manuskripten und Anfragen redaktioneller Art werden unter der Adresse: Professor Dr. O. Uhlworm, Berlin W., Hohenzollerndamm 4, mit der Aufschrift „Für die Redaktion der Beihefte zum Botanischen Centralblatt" erbeten.

Am 29. Januar entschlief in Leipzig nach langjährigen Leiden

Herr Prof. Dr. Georg Kohl.

Wir teilen diese Trauerkunde den Lesern der Beihefte zum Botanischen Centralblatt, als dessen Mitarbeiter und verdienstvoller Mitherausgeber der Verstorbene seit langen Jahren gewirkt hat, in tiefer Trauer mit.

Redaktion und Verlag der
Beihefte zum Botanischen Centralblatt.

Über das Wesen der Alkoholgärung.

Von

F. G. Kohl, Leipzig.

Die enzymatische Tätigkeit gärender Hefe wird bekanntlich durch die in der Gärflüssigkeit enthaltenen Substanzen in verschiedenster Weise beeinflußt. Aus später ersichtlichen Gründen interessierte mich besonders der Einfluß freier Säuren auf die Gärung, und zwar organischer Säuren. Man hat von jeher dieser Frage eingehendste Beachtung geschenkt, nicht allein, um den Einfluß der verschiedensten Stoffe auf die Gärtätigkeit der Hefe kennen zu lernen, sondern mehr noch, um zu erfahren, welche Stoffe besonders geeignet sind, die Entwicklung von Spaltpilzen der verschiedensten Art in gärenden Flüssigkeiten zu unterdrücken, ohne die Lebenstätigkeit resp. Gärtätigkeit der Hefe in merklicher Weise zu beeinträchtigen. Wenn man nun auch auf diesem Wege nicht dazu gelangte, eine völlige Unterdrückung aller fremden Mikroorganismen in der Gärflüssigkeit, oder gar eine solche der schädlichen Hefenarten zu erreichen, so zeitigten doch die diesbezüglichen Untersuchungen nach allen Richtungen wertvolle Resultate; es genügt, auf die glänzenden Erfolge Effronts mit Fluorammonium hinzuweisen, mit Hilfe dessen man in den Stand gesetzt wurde, das ursprüngliche Vergärungsvermögen zu verzehnfachen und außerdem gewisse Nebenprodukte zu eliminieren.

Die als Antiseptika den Bakterien gegenüber angewandten Stoffe legten nun nach den grundlegenden Untersuchungen von Schulz (Pflügers Arch. f. Phys. 42. 517) und den späteren von Biernacki (ebenda, 49. 112), wie zu erwarten war, eine die Lebensfähigkeit der Hefe für einige Zeit erhöhende und die Gärung beschleunigende und verstärkende Wirkung an den Tag, wenn sie unter gewissen Bedingungen in sehr geringen Mengen zur Anwendung kommen, wogegen sie nach den zahlreichen Beobachtungen anderer Forscher in größeren Mengen angewandt die Gärung ohne Zweifel hemmen oder gänzlich verhindern. So lag zum Beispiel das Optimum der Beschleunigung für Ameisensäure bei 0,01 %, für Salicylsäure bei 0,025 % etc., während bei der Ameisensäure die hemmende Wirkung bei 0,1—0,2 %, bei der Salicylsäure sogar noch niedriger liegt. Es wurden in Bezug auf freie organische Säuren folgende Beziehungen gefunden:

	Konzentrationen, welche wirken auf die Gärung	
	hemmend	hindernd
	%	%
Milchsäure[1])	1,5	2,5
Ameisensäure	0,1—0,2	0,3
Essigsäure	0,5	1,0
Propionsäure	0,152	0,3
Buttersäure	0,05	0,1
Valeriansäure	0,1	0,15
Kapronsäure[2])	—	0,06

etc.

Ähnlich ist die retardierende resp. prohibitive Wirkung der freien Weinsäure und Oxalsäure und deren Alkalisalze.[3]) Hervorragend gärungshemmend erwiesen sich: Salicylsäure[4]), Kresotinsäure[4]), Pyrogallussäure, Gerbsäure, Oxyphenolsulfonsäure[5]), die Oxynaphtoësäuren[6]) und die Pyridinkarbonsäuren[7]).

Diese gärungshemmende Wirkung der freien Säuren beruht jedenfalls zum Teil auf vorläufig noch nicht zu übersehenden Einflüssen auf das lebende Plasma der Zelle, zum Teil aber auch auf rein chemischer Aktion auf die Enzyme. Wässerige und glyzerinige Auszüge aus Hefe, welche reichlich Enzyme enthielten, filtrierte ich durch Porzellan, um vollkommen klare, zellfreie Lösungen zu erhalten. Fügt man einer solchen Lösung Milchsäure verschiedenster Konzentration zu, so entsteht ein starker, flockiger weißer Niederschlag. In dem Maße nun, als die Ausfällung unvollständig oder vollständig ist, wechselt die Intensität der verschiedenen enzymatischen Betätigungen der betreffenden Lösung; von ausfallenden Eiweißstoffen etc. scheinen die Enzyme mehr oder minder leicht und vollständig mitgerissen zu werden und ihre Aktivität zu verlieren. Das Sinken der letzteren habe ich in Bezug auf die Invertase und die Katalase eingehend untersucht. Es ist hiernach leicht verständlich, daß es mir gelang, nachzuweisen, daß z. B. die Selbstgärung der Preßhefe und des Zymins (Schroder) durch Zusatz freier Milchsäure vollständig unterdrückt werden kann, und daß auch die Vergärung von Glukose beträchtlich reduziert wird. So wurden z. B. zwei große Einhornsche Röhrchen mit derselben Zymin-Aufschwemmung beschickt, der in der einen Röhre (B) außerdem 5 cc 2 % Milchsäure, in der andern (A) 5 cc Wasser zugefügt wurden. In A waren nach 22 Stunden 21 cc Kohlensäure

[1]) Hayduck, Chem. Centralbl. 86. 727. — Oesterr.-ung. Zeitschr. f. Zuckerind. etc. 11. 141.

[2]) Märcker und Neale, Neue Zeitschr. f. Rübenzuckerind. 3. 213. — Loew, ibid. 16. 247. — Duclaux, Chem. Centralbl. 92b. 924.

[3]) Dumas, Ann. de chim. et de phys. V. 3. 81. — Loew, Chem. Centralbl. 91b. 879. — Hausen, Chem. Centralbl. 93. 330.

[4]) Kolbe u. Meyer, Journ. f. prakt. Chem. II. 9. 133.

[5]) Servant, Compt. rend. 100. 1544.

[6]) Heyden, Chem. Centralbl. 87. 1463.

[7]) Böttinger, Ber. d. deutsch. chem. Ges. 14. 67.

durch Selbstgärung gebildet, in B aber überhaupt kein Gas entwickelt worden (T = 17° C). In gleicher Weise war bei Versuchen mit Preßhefe die Selbstgärung vollständig unterdrückt. Vergleichende Versuche mit Aufschwemmungen von Preßhefe und 10% Glukoselösung mit und ohne Milchsäurezusatz ergaben, daß 1% Milchsäurelösung[1]) das Volumen der entwickelten Kohlensäure etwa auf die Hälfte heruntersetzte.

5 g Preßhefe und 50 cc Wasser wurden zu ganz gleichmäßiger Aufschwemmung verarbeitet und damit Einhornsche Röhrchen gefüllt nach vorherigem Zusatz von je 5 cc 10%-Glukoselösung; alsdann wurde in der einen Hälfte der Röhrchen je 5 cc 1%-Milchsäure (B), in der anderen je 5 cc Wasser (A) zugefügt und nach sorgfältiger Mischung bei 17° C stehen gelassen. In den A-Röhrchen war ungefähr das doppelte Volumen an Kohlensäure gebildet als in den B-Röhrchen.

Da, wie oben mitgeteilt, Säuren schon bei relativ sehr geringer Konzentration die Gärung hemmen, so lag die Vermutung nahe, daß auch die Milchsäure, weniger infolge ihrer chemischen Zusammensetzung, als infolge ihrer Acidität die Gärung erschwere resp. verhindere. Ich stellte nun ganz analoge Versuche mit Natriumlactat an und konnte konstatieren, daß in dieser Form die Milchsäure nicht nur nicht hemmend auf die Gärung einwirkte, sondern sogar selbst lebhaft vergoren wurde und zwar ebensowohl von Zymin als auch von Preßhefe und untergäriger Bierhefe.

Es wurden in einem Versuch mit Zymin und Natriumlactat in 2 Stunden 15 Minuten 15,6 cc Kohlensäure gebildet; nach Behandlung mit Kalilauge wurde alles Gas bis auf 0,4 cc, die also wohl Luft darstellten, absorbiert. Nunmehr wurden Parallelversuche mit Preßhefe in Einhornschen Röhrchen angestellt mit und ohne Natriumlactat-Zusatz, und zwar bei konstanter Temperatur von 30° C. Ich bereitete eine Aufschwemmung von 10 grm Preßhefe und 50 cc Wasser, füllte damit die Röhrchen und fügte zur einen Hälfte (A) je 5 cc Natriumlactatlösung, zur andern Hälfte (B) je 5 cc Wasser zu, um gleiche Verdünnungen zu erhalten. In den A-Röhrchen wurden während der Versuchszeit 8—9 cc Kohlensäure, in den B-Röhren 0,5—1 cc Kohlensäure (hier durch Selbstgärung) gebildet.

Bei einem weiteren Versuche mit untergäriger Bierhefe wurden die Röhrchen in drei Gruppen angeordnet und bei 30° C sich selbst überlassen.

Gruppe A. Hefeaufschwemmung + 5 cc Natriumlactat-Lösung.
„ B. „ + 5 cc Wasser.
„ C. „ + 5 cc 1% Milchsäure.

Nach gleicher Zeit waren in den Röhrchen der Gruppe A 4,1—5 cc Kohlensäure, in denen der Gruppe B 0,5—0,8 cc dieses Gases, in denen der Gruppe C überhaupt kein Gas gebildet. Die Selbstgärung war bei C durch die Milchsäure vollständig unter-

[1]) Es geht aus diesen Versuchen hervor, daß die hemmende Wirkung freier Milchsäure schon bei geringerer Konzentration beginnt, als oben angegeben ist.

drückt, in B entstand die geringe Menge Kohlensäure ausschließlich durch Selbstgärung, in A setzte sie sich aus Selbstgärungskohlensäure und aus der Vergärung des Natriumlactats entstammender zusammen.

Aus diesen Versuchen, die ich mehrfach wiederholte, ziehe ich zunächst folgende Schlüsse:

1. Freie Milchsäure kann weder von Zymin, noch von Preßhefe oder untergäriger Hefe vergoren werden.[1])
2. Freie Milchsäure in 1%-Lösung und in solchen höherer Konzentrationen verhindert die Selbstgärung lebender Hefe. Auch die Glukosevergärung wird durch freie Milchsäure in der angegebenen Konzentration stark herabgesetzt ev. ganz verhindert.
3. Natriumlactat wird durch Zymin, Preßhefe und untergärige Bierhefe gut vergoren. Versuche mit eudiometrischer Volumenbestimmung der erzeugten Kohlensäure ergaben, daß die Vergärung der Milchsäure des Laktats eine annähernd vollständige war und auf Zusatz von neuem Natriumlactat aufs neue begann.

Durch Buchner und Meisenheimer wurde bei der Hefepreßsaft-Gärung das Auftreten kleiner Mengen von Milchsäure nachgewiesen, und das Verschwinden zugesetzter Milchsäure bei Anwendung anderer Hefepreßsäfte konstatiert. Durch meine Versuche ist nun auch die Fähigkeit lebender Hefe, Milchsäure als Alkalisalz zu vergären, nachgewiesen; Preßhefe des Handels, sowie reingezüchtete Preßhefe als auch untergärige Bierhefe vergären Natriumlactat. Die Versuche Buchners, Milchsäure mit Reinkulturen der Hefe 792 des Berliner Instituts für Gärungsgewerbe, hatten negative Resultate ergeben und die Vermutung nahe gelegt, daß nicht die richtige Heferasse zur Anwendung gekommen war. In wieweit die Heferasse dabei eine Rolle spielt, werden weitere im Gange befindliche Versuche, auch mit anderen Salzen der Milchsäure, zeigen.

Die scheinbare Unvergärbarkeit der Milchsäure durch lebende Hefe war wohl die Veranlassung, zu erwägen, ob nicht andere Umwandlungsprodukte der Glukose auch bei der Gärung in Betracht zu ziehen seien. Methylglyoxal ($C_2 H_4 O_2$), das bei der Alkalispaltung der Glukose entsteht (Nef), Glyzerinaldehyd resp. Glykolaldehyd und Formaldehyd (W. Loeb) wurden weiter als mögliche Durchgangsstadien angesprochen und dadurch vorübergehend die theoretischen Spekulationen in andere Bahnen gelenkt.

Buchner, der geniale Entdecker der zellfreien Gärung und der Zymase, der auch zuerst auf die intermediäre Bildung von

---

[1]) Nach den Untersuchungen von Wehmer (Centr. f. Bakt. II. X. 21. p. 628. 1903) greift keine der Formen von *Saccharomyces Brassicae* I—III, noch das *Bacterium Brassicae* die freie Milchsäure des Substrates in nachweisbarem Grade an, sodaß in rein gesäuerten Brühen keine Aciditätsabnahme stattfindet.

Milchsäure bei der Alkoholgärung hingewiesen hat, scheint letztere auch heute noch, wenn nicht als sichergestellt, so doch zweifellos als wahrscheinlich, beachtenswert und diskutabel zu betrachten, um so mehr, als einerseits die Spaltung der Glukose unter Bildung von Milchsäure relativ glatt mittels einfachster chemischer Mittel (z. B. durch Erhitzen mit Natronlauge) gelingt, und andererseits ja auch die Milchsäurebakterien den Traubenzucker mit beinahe theoretischer Ausbeute nach der Gleichung $C_6 H_{12} O_6 = 2 C_3 H_6 O_3$ zerlegen.

Durch die Milchsäurebildung zerfällt der Alkoholgärungsprozeß in zwei Phasen, zwei Enzyme arbeiten einander sozusagen in die Hände, das eine wandelt den Zucker in Milchsäure um, das andere zerlegt die Milchsäure in Kohlensäure und Alkohol. Buchner nennt das erste Enzym Zymase, das zweite Laktazidase. Die Zymase ist sicher ein Endoenzym; es ist niemals gelungen, sie aus der unverletzten Zelle herauszulösen; nur bei der Darstellung des Hefepreßsaftes gelangt die Zymase nach außen und nimmt teil an der „zellfreien Gärung". Der Harden-Young'sche Gelatinefilter-Versuch, bei dem der Hefepreßsaft in zwei Teile zerlegt wird, einen Filterrückstand und ein Filtrat, von denen keiner für sich allein Zucker zu vergären vermag, die aber vereint den normalen Gärungsprozeß vollziehen, scheint mir zu der Annahme zu drängen, daß das Filtrat das eine der beiden bei der Gärung nötigen Enzyme enthält. Da nun aber keines der aus der unverletzten Hefe ausziehbaren Enzyme aus Natriumlactat Kohlensäure oder Alkohol zu bilden vermag, komme ich zu der Vermutung, daß die Milchsäure-Spaltung dem Endoenzym, der Zymase, zufällt, die Milchsäurebildung aber dem zum Teil wenigstens extrahierbaren, wasser- und glyzerinlöslichen Enzyme, der Katalase.

Wie ich in einer ausgedehnteren Abhandlung über die Katalase im Allgemeinen und die Hefekatalase im Besonderen an anderer Stelle mitteilen werde, herrscht unter den aus der unverletzten Hefezelle heraus lösbaren Enzymen die Katalase zweifellos vor, wenn sie auch außerdem in einer unlöslichen Form zum Teil in der Zelle verbleibt (α- und β-Katalase). Ich habe im Laufe meiner Beschäftigung mit diesem Enzym wässrige und Glyzerin-Auszüge aus verschiedenen Hefen herstellen können, welche soviel Katalase führen, daß sie bei Zusatz von nur wenig Wasserstoffsuperoxyd momentan aufschäumen wie stark moussierender Champagner. Bestimmungen der Sauerstoffvolumina habe ich in genannter Abhandlung wiedergegeben. Die Katalase gehört zu den Oxydasen, sie gehört zu den Enzymen, welche wir an Wirkungen erkennen, welche sie, wie z. B. die Wasserstoffsuperoxyd-Katalyse, bei normal atmenden Pflanzen vielleicht, bei der Hefe und anderen Pilzen aber wohl kaum zu entfalten vermögen.

Da mein Glyzerinauszug weder Laccase noch Peroxydase enthält, denn weder alkoholische Guajaclösung für sich noch mit Wasserstoffperoxyd gab eine Blaufärbung, so müssen die scharfen Oxydase-Reaktionen, die sich konstatieren lassen, wohl der Katalase zukommen. Wie die Laccase wirkt die Katalase auf viele Phenole,

so auf das zweiatomige Phenol Hydrochinon und das dreiatomige Phenol Pyrogallussäure. Mit Hydrochinon bilden sich Chinon und und Chinhydron, und die Ausscheidung der goldgelben Kristalle des letzteren ist leicht unter dem Mikroskop zu beobachten. Mit Pyrogallol entstehen Purpurogallol-Kristalle, die man aus Äther leicht als gelbrote feine Nadelbüschel erhalten kann. Das Chinolinblau des Handels (Cyanin) wird entfärbt, Indigokarmin ebenso, nur viel langsamer. Guajacol, auf welches die Laccase in charakteristischer Weise einwirkt, läßt die Katalase unverändert. Dimethylparaphenylendiamin (1 %) wird, besonders nach Zusatz von etwas Natrium-Karbonat, durch Sauerstoffübertragung tief rotviolett gefärbt. Durch Wasserstoff entfärbtes Methylenblau wird rasch gebläut, ebenso Indigweiß. Die Katalase ist, wie ich an anderem Orte ausführlich mitteilen werde, reichlich in der Hefezelle enthalten. Da sie in zwei Formen auftritt, wasserlöslich und -unlöslich, kann sie gleichzeitig außerhalb und innerhalb der Zelle wirken. Die unlösliche α-Katalase kann man durch Behandlung mit Natriumkarbonat in die lösliche β-Katalase überführen; es ist nicht unwahrscheinlich, daß der Organismus die Fähigkeit besitzt, regulatorisch diese Umwandlung zu bewerkstelligen. Die Katalase ist gegen äußere Einflüsse auffallend widerstandsfähig und kommt in dieser Beziehung der Invertase nahe. Im trocknen Zustande ist sie sehr haltbar und kann sogar kurze Zeit auf 90—100° C ohne starke Schädigung erhitzt werden. Bei niedrigen Temperaturen getrocknete Hefe behält ebenso wie Acetondauerhefe, Zymin etc. ihre Wirkung unbeschränkte Zeit bei. Auf die Konsequenzen aus allen diesen Erscheinungen werde ich erst in meiner ausführlichen Abhandlung eingehen.

Man hat sich bisher vergeblich bemüht, für die Katalase der Hefe eine Funktion zu finden. Ich erblicke dieselbe auf Grund meiner bisherigen Untersuchungen in dem Abbau des Zuckers. Sie eröffnet die Glykolyse, indem sie den Traubenzucker in Milchsäure überführt.

Der erste, der eine physiologische Umwandlung verschiedener Zucker in Milchsäure beobachtete, war E. Fremy[1]); am 19. Juni 1839 machte er der Akademie der Wissenschaften in Paris die Mitteilung, daß es ihm gelungen sei, Zucker (und Milchzucker, Mannit, Dextrin) durch Berührung mit mehreren tierischen Membranen und besonders mit mit destilliertem Wasser gewaschenem Kalbsmagen, in Milchsäure umzuwandeln, so zwar, daß sich derselbe Versuch mit der nämlichen Membran unzählige Male wiederholen ließ. Entweder enthielt hier als wirksamen Stoff das Gewebe selbst ein oxydatisches Enzym, oder aber es waren Milchsäurebakterien, welche ein solches erzeugten. 1857 erhielt in der Tat Pasteur[2]) zuerst Stäbchenbakterien als Erreger der Milchsäure-

---

[1]) Liebigs Ann. d. Pharm. 31. 1839. p. 188.

[2]) Pasteur, L., Compt. rend. 45. 1857. p. 913. — 47. 1858. p. 224. — 48. 1858. p. 337. — 52. 1861. p. 344.

Gärung. Die ersten Reinkulturen erzielte 1877 Lister[1]). Daß es sich bei der Überführung des Zuckers in Milchsäure um eine Enzymtätigkeit handelt, bewiesen neuerdings Buchner und Meisenheimer[2]) durch Versuche, nach denen der „Acetondauerhefe" analoge Präparate aus *Bacillus Delbrückii* Leichm. Zucker zu Milchsäure vergoren; ein ähnliches Dauerpräparat stellte Herzog[3]) dar, und aus Preßsäften von tierischen Organen gewann Stoklasa[4]) ein Milchsäure produzierendes Enzym. Auch für die Zersetzung des Zuckers im tierischen Stoffwechsel nahm man seit längerer Zeit Oxydasen in Anspruch; ich verweise hier nur auf die Arbeiten von N. Sieber[5]), durch welche die Lehre von der „Glykolyse" im Blute wieder an Boden gewann, sowie auf die wichtigste unten zitierte Literatur.[6])

Alle die in oben angeführten Untersuchungen verwendeten tierischen Gewebe, das Blut, die Bakterien, welche Milchsäure zu bilden vermögen, sind erfahrungsgemäß katalasehaltig. Da nun unter den Oxydasen der Hefe die Katalase nachweislich dominiert und wir von einer anderweiten Funktion derselben nichts wissen, kann es nur als folgerichtig erscheinen, wenn wir sie in den Dienst des Zuckerabbaus stellen.

Was nun zunächst den Nachweis der in gewöhnlichen Gärflüssigkeiten entstehenden Milchsäure anbelangt, so bietet derselbe keine besonderen Schwierigkeiten. Ich brachte in die gärende Flüssigkeit Zinkoxyd oder Calciumkarbonat, filtrierte nach vollendeter Gärung durch Porzellankerzen, dampfte vorsichtig zur Trockne ein, löste in Alkohol und erhielt nach kurzem Stehenlassen ev. unter Zuhilfenahme von Äther die charakteristischen Kristallformen einmal des Zinklactats, das andere Mal des Calciumlactats.

Nunmehr schritt ich zum Nachweis der Milchsäurebildung in Traubenzuckerlösungen mit Hilfe der wässerigen und glyzerinigen Auszüge aus Preßhefe, Zymin, untergäriger Hefe etc. Das durch Porzellan filtrierte Extrakt wurde mit 10 % Glukoselösung und mit Zinkoxyd und Calcium-Karbonat versetzt und längere Zeit bei 18° C sich selbst überlassen. Die Menge der zugesetzten Glukoselösung wurde vielfach geändert, ebenso die Temperatur und Dauer der Versuche. Zur Sterilhaltung wurde Thymol verwendet, was sich bei meinen Pariser Versuchen mit Invertaselösungen vorzüglich

---

[1]) Lister, Quart. Journ. Micr. Science. 13. 1873. p. 380. — Phil. Trans. 1877—78. Pharm. Journ. 1877. p. 285.

[2]) Buchner, E. u. Meisenheimer, J., Ber. d. chem. Ges. 36. 1903. p. 634.

[3]) Herzog, R. O., Zeitschr. f. physiol. Chem. 37. 1903. p. 381.

[4]) Stocklasa, J., Jelinek und Cerny, Centralbl. f. Physiol. 16. 1902. p. 713.

[5]) Sieber, N., Zeitschr. f. physiol. Chem. 39. 1903. p. 484.

[6]) Spitzer, W., Pflüg. Arch. 67. 1897. p. 615. — Jacoby, Virchows Arch. 157. 1899. p. 235. — Umber, F., Zeitschr. f. klin. Med. 39. 1900. p. 13. — Sentner, G., Zeitschr. f. phys. Chem. 44. 1903. p. 257. — Proceed. Roy. Soc. 74. 1904. p. 201. — Loew, O., Pflüg. Arch. 100. 1903. p. 332. — Euler, H., Ark. för Kemi. I. 1904. p. 329. 357. — Reiß, C., Zeitschr. f. klin. Med. 56. 1905. Heft 1.

bewährt hatte. Dann wurde vom Bodensatz abgegossen, eingedampft, in Alkohol gelöst, filtriert und mit oder ohne Äther zur Kristallisation gebracht. Ich konnte auch hier deutlich Zink- resp. Calciumlactat in charakteristischen Kristallen erhalten. Es war also durch das katalasereiche Extract Milchsäure aus Glukose gebildet worden. Auch verschiedene Milchsäure-Reaktionen gaben positives Resultat, so die Uffelmannsche Eisenchlorid-Phenol-Reaktion bei sicherer Abwesenheit von Alkohol etc.

Das allmähliche Verschwinden der Glukose aus der Versuchsflüssigkeit habe ich unter Anwendung der Bertrandschen Methode nachgewiesen. Alle drei Stunden wurden gleiche Volumina mit denselben Wassermengen verdünnt und mit gleichen Mengen Fehlingscher Lösung durch 10 Minuten langes Kochen reduziert, und das Kupfer mit Permanganatlösung von bekanntem Titer bestimmt. Der Zucker nahm stets in gleichmäßigem Tempo ab und war nach wenigen Tagen unter den obwaltenden Versuchsbedingungen vollständig verschwunden. Ich habe diesen Versuch öfters wiederholt, immer mit dem gleichen Resultate. Ein in meinem Glyzerinauszuge enthaltenes Enzym ist hiernach imstande, den Traubenzucker in Milchsäure zu zerlegen und ich mache, bevor es mir oder Änderen nicht gelingt, anderes nachzuweisen, vorläufig die Katalase, an welcher der Auszug besonders reich ist, dafür verantwortlich.

Den Modus der Glukosezerlegung zu erkennen, war mir vorläufig nicht möglich; es bleibt einstweilen unentschieden, ob der Traubenzucker wie durch das Enzym der Milchsäurebakterien glatt in zwei Moleküle Milchsäure zerfällt nach der Gleichung

$$C_6 H_{12} O_6 = 2 C_3 H_6 O_3$$

oder ob die Zerlegung unter Kohlensäure- und Wasserbildung vor sich geht entsprechend der Gleichung

$$C_6 H_{12} O_6 + 5 O = C_3 H_6 O_3 + 3 CO_2 + 3 H_2 O.$$

Eine Kohlensäureentwicklung in Form von Blasen konnte ich jedenfalls nicht beobachten, trotzdem die Flüssigkeit schwach sauer reagierte, eine sofortige Absorption der etwa entstehenden Kohlensäure also ausgeschlossen war. Die Möglichkeit des zweiten Zersetzungsmodus kam nur deshalb in Frage, weil O. Loew[1]) seinerzeit einen Versuch anstellte, bei dem er Glukose in Berührung mit der α-Katalase des Tabaks unter Kohlensäurebildung verschwinden sah. Er bestimmte die produzierte Kohlensäure nach Absorption derselben durch Barytwasser titrimetrisch. Unter dem Einflusse von β-Katalase derselben Versuchspflanze konnte er eine Glukoseabnahme mittels Fehling nicht konstatieren. Ich stellte deshalb mit meinen Glyzerinauszügen aus der Hefe Vorversuche an, welche zunächst erkennen ließen, daß Kohlensäure gebildet wird. Nach vollständiger Vertreibung der Kohlensäure aus den Versuchskölbchen durch einen entkohlensäuerten Luftstrom wurde nach einiger Zeit

---

[1]) Loew, O., l. c. p. 40 u. 41 des S. A.

vorgelegtes Barytwasser deutlich getrübt. Quantitative Versuche hierüber sind noch im Gange; soweit ich die bisher erhaltenen Resultate übersehe, entspricht die Menge entwickelter Kohlensäure nicht der des zersetzten Zuckers. Der Zucker wird also nur unvollständig oxydiert, die Acidität der Versuchsflüssigkeit nimmt stetig zu, wie wir gesehen haben, entsteht neben Kohlensäure Milchsäure. Hahn[1]) führte analoge Versuche mit dem Preßsafte des Kolbens von *Arum maculatum* mit ähnlichem Resultate aus und M. Scheel[2]) mit Glyzerinauszügen aus Erbsenkeimlingen und Zuckerrüben. Leider enthielten die Scheelschen Versuchslösungen, wie er selbst hervorhebt, mehrere Oxydasen nebeneinander; zweifellos hatte er neben der eigentlichen Oxydase und der Peroxydase auch β-Katalase in der Lösung und es bleibt daher unbestimmt, welcher dieser Oxydasen die Zuckerzersetzung zuzuschreiben ist. In meinen Hefeauszügen, die weder mit noch ohne Wasserstoffperoxyd eine Oxydation der Guajakonsäure vollziehen, kommt also sicher nur die Katalase in Frage.

Es sei gleich hier bemerkt, daß sich bald nach Zusatz der Glukose zum Glyzerinextrakt in der spiegelklaren gelblichen Lösung glitzernde Kristalle an der Wand und auf dem Boden der Glaskölbchen absetzten. Ich hielt die Kristalle zunächst für Kaliumphosphat aus der Hefe. Da sie sich aber in den unter ganz gleichen Verhältnissen befindlichen, filtrierten Glyzerinextrakten ohne Zuckerzusatz nicht einstellten, erregten sie mein Interesse und ich machte mich an ihre genauere Untersuchung. Die negativen Resultate der Prüfung mit Silbernitrat, Magnesiamischung und Ammoniummolybdat lehrten, daß es sich nicht um ein Phosphat handeln konnte;[3]) vielmehr ließ sich aus dem Verhalten gegen lösliche Kalksalze, übermangansaures Kali, Goldchlorid etc. und aus dem mikroskopischen Verhalten auf Oxalsäure schließen, und zwar auf saures Kaliumoxalat. Die Oxalsäure war demnach aus dem Traubenzucker hervorgegangen; Hefe vermag bekanntlich auch aus Glyzerin Oxalsäure zu bilden; wäre das hier der Fall gewesen, so müßte aber die Säure auch im glukosefreien Glyzerinextrakt, den ich absichtlich zu diesem Zwecke oft lange Zeit unter besonders günstigen Verhältnissen stehen ließ, einmal gebildet worden sein, was nicht der Fall war. Unter dem Einfluß eines oxydierenden Enzymes, wie der Katalase, ist die Bildung von Oxalsäure aus Glukose leicht vorstellbar nach der Gleichung

$$\underset{\text{Glukose}}{C_6H_{12}O_6} + 9O = \underset{\text{Oxalsäure}}{3\,C_2H_2O_4} + 3\,H_2O$$

oder es tritt auch hier eine Zwischenbildung von Milchsäure ein, die sich dann erst in Oxalsäure umsetzt:

$$2\,C_3H_6O_3 + 9O = 3\,C_2H_2O_4 + 3\,H_2O.$$

[1]) Hahn, Chem. Ber. Bd. 33. p. 3555.

[2]) Scheel, M., Pflanzenphysiol. Unters. In.-Diss. Kiel 1902. p. 37.

[3]) Gelegentlich scheiden sich auch kleine Kriställchen von phosphorsaurer Ammoniakmagnesia aus, die an ihren Reaktionen leicht zu erkennen sind.

Ich verzichte hier darauf, andere Bildungsmöglichkeiten für die Oxalsäure zu diskutieren; erwähnen will ich nur, daß nach den neueren Untersuchungen von Paul Mayer[1]) über die Kondensation von Glycolaldehyd zu Traubenzucker im tierischen Körper auch umgekehrt eine intermediäre Zerlegung des Traubenzuckers in diesen Aldehyd und darauffolgende Oxydation des letzteren zu Oxalsäure nach den Gleichungen

$$1.\ C_6H_{12}O_6 = 3\,\begin{matrix}CO\,H\\ CH_2\,OH\end{matrix}$$

$$2.\ \begin{matrix}CO\,H\\ CH_2\,OH\end{matrix} + 3\,O = \begin{matrix}COO\,H\\ COO\,H\end{matrix} + H_2O$$

in Betracht zu ziehen wäre.

Das Auftreten von Oxalsäure bei der Alkoholgärung ist bekannt; man findet dieselbe, wenn auch meist in geringer Menge, in Form von Calciumoxalat in der Gärflüssigkeit. In seltenen Fällen (Paul Lindner) wurde sogar eine deutliche Biertrübung durch oxalsauren Kalk beobachtet. Viel mehr als die Hefe neigen die Schimmelpilze zur Oxalsäure-Produktion, wenn auch einzelne Hefen, wie z. B. der von Zopf[2]) direkt als „Oxalsäuregärer" bezeichnete und im Baumwollensaatmehle entdeckte *Saccharomyces Hansenii*, in dieser Beziehung von Schimmelpilzen kaum übertroffen werden kann.

Soweit ich diese interessante Frage nach der Oxalsäurebildung hier in meinen zellfreien Enzymlösungen bis jetzt übersehe (ich bin in die eingehende Untersuchung derselben bereits eingetreten und behalte mir dieses Spezialgebiet vor), sind, wie es scheint, alle Oxalsäurebildner zymasearm und oxydasereich; sie produzieren vermutlich Milchsäure auf enzymatischem Wege, können dieselbe aber aus Mangel an Zymase nicht zu Alkohol und Kohlensäure zerlegen, sondern oxydieren sie, zum Teil wenigstens, zu Oxalsäure weiter.

In meinen oben angeführten Versuchen ist es mir zunächst gelungen, die durch ein von der Zelle abgetrenntes Hefeenzym aus Glukose erzeugte Milchsäure dem abbauenden Einflusse der Zymase zu entziehen und durch weitere Einwirkung jenes oxydasischen Enzyms extra cellulam in Oxalsäure umzuwandeln. Wie ich in einer späteren Mitteilung darlegen werde, werfen diese Beobachtungen auch ein orientierendes Licht auf einen Entstehungsmodus der Oxalsäure in höheren Pflanzen.

Das Gelingen des Versuches, Glukose bez. Milchsäure mit Hilfe einer aus der Hefe isolierten Oxydase außerhalb der Zelle in Oxalsäure umzuwandeln, drängt nun weiter die Frage auf, ob zu beiden Oxydationsvorgängen ein und dasselbe Enzym befähigt ist, oder ob dazu verschiedene Enzyme nötig sind. Trifft die erste Annahme zu, so würde darin eine gewisse Wahrscheinlichkeit dafür

---

1) Mayer, Paul, Zeitschr. f. physiol. Chem. 38. 1903. 135.
2) Zopf, W., Ber. d. Bot. Ges. Bd. VII. 1889. p. 94.

liegen, daß die Milchsäurebildung nach der zweiten der oben angegebenen Gleichungen verläuft.[1])

Es wird eine weitere dankbare Aufgabe sein, zu untersuchen, ob auch andere der Alkoholproduktion unfähige oder in diesem Sinne nur sehr schwach arbeitende Pilze wie unter den Hefen die *Pichia membranaefaciens*, viele *Torula*-Arten, und unter den Schimmelpilzen einzelne *Mucor*- und *Aspergillus*-Arten, soweit sie Oxydasen enthalten, als zu den Oxalsäuregärern gehörig erwiesen werden können. Vom *Aspergillus niger* wissen wir bereits, daß er einer der lebhaftesten Oxalsäurebildner ist und bis zur Hälfte des ihm gebotenen Zuckers an Oxalsäure produzieren kann; wir wissen auch, daß die Alkoholbildung durch *Mucor*- und *Aspergillus*-Arten sich in bescheidenen Grenzen hält.

Kehren wir nach diesen Auseinandersetzungen nochmals zu dem Harden-Young'schen Gelatinefilter-Versuche zurück, so wird dessen Interpretation an der Hand der gewonnenen Erfahrungen wesentlich erleichtert. Der Filterrückstand enthält von beiden für die Gärung nötigen Enzymen in der Hauptsache nur das eine, die Zymase, das Filtrat nur das andere, die Katalase, denn man wird annehmen dürfen, daß unter derartigen Verhältnissen (zerriebene Zellen) auch die α-Katalase größtenteils in Lösung geht. Eins dieser beiden Enzyme kann ohne das andere Zucker nicht vollständig vergären, weil jedes von ihnen nur eine der beiden Phasen des Prozesses vollzieht. Bringen wir aber inaktiven Filterrückstand mit inaktivem Filtrat zusammen, so kann die Zuckervergärung normal verlaufen. Die Untätigkeit des isolierten Filtrates ist wahrscheinlich nur eine scheinbare, es wird Zucker zu Milchsäure vergären, aber man sieht nichts davon, sondern muß eben die gebildete Milchsäure nachweisen, wie es oben nach Anwendung der Auszüge geschehen ist. Auch der andere der Harden-Young'schen Versuche findet nunmehr seine Erklärung; nach ihm kann die Gärkraft des Hefepreßsaftes durch Zusatz von sogen. „Kochsaft", d. h. aufgekochtem, selbst nicht mehr gärkräftigen Preßsafte gesteigert, und ein Preßsaft, der infolge ausgeübter Gärwirkung seiner Gärkraft ganz verlustig gegangen ist, durch Zusatz von Kochsaft zu neuer Gärtätigkeit angeregt werden. Zweifellos ist im ausgegorenen Preßsafte die Zymase noch vorhanden, aber die, wie es scheint, unter den obwaltenden Verhältnissen empfindlichere Katalase zu sehr geschwächt. Der Kochsaft, durch dessen Zugabe die unterbrochene Gärtätigkeit wieder in Gang kommt, enthält kein intaktes Enzym mehr, aber viel Phosphor, denn ich konnte nachweisen, daß die möglichst gereinigte Katalase weder Mangan noch Eisen, aber reichlich Phosphor enthält; es wird also wohl durch den im Kochsaft in irgend welcher Form, ev. in Form eines organischen, verseifbaren Phosphorsäureesters (Buchner) enthaltenen Phosphor die Katalase wieder regeneriert, und damit die

[1]) Eine ähnliche Zuckerzerlegung beobachtete E. Weinland (Zeitschr. f. Biol. Bd. 42. 1901. p. 55. — Bd. 43. 1902. p. 86. — Bd. 45. 1904. p. 113) durch eine Oxydase von *Ascaris lumbricoides*, die den Zucker in Kohlensäure und Valeriansäure überführt.

Zusammenarbeit der beiden Enzyme wieder ermöglicht. Das hypothetische „Ko-Enzym“ ist wahrscheinlich ein phosphorhaltiger Teil der Katalase; zur Regeneration der letzteren ist Phosphorsäurezufuhr nötig, daher die enorme Steigerung der Gärtätigkeit mit Kaliumphosphat lagernder Hefe, die in letzter Linie möglicherweise auf Katalasevermehrung beruht. Der Gehalt von Hefe und Gärflüssigkeit an Phosphorsäure, die Phosphorsäure-Bilanz während des Gärungsprozesses wird man daher in Zukunft genauer verfolgen, und die Isolierung der Zymase, ihre Befreiung von anderen die Beobachtung störenden Substanzen erstreben müssen. Bewährt sich in Zukunft die von mir hier vorgetragene Auffassung, dann haben wir nach der v. Lippmannschen Nomenklatur in der Katalase eine Glukolactazidase, in der Zymase eine Lactazido-Alkoholase vor uns.

Über den Einfluß von extremen Temperaturen auf die Zellen der Wurzelspitze von Galtonia candicans.[1])

Von

Dr. Peter Georgevitch.

Mit Tafel VI und VII.

Über die Einwirkung von extremen Temperaturen auf die Zellen des Sprosses von *Vicia Faba* hat Franz Roland Schrammen[2]) berichtet. Seine diesbezüglichen Resultate hat Schrammen nur teilweise mit denjenigen verglichen, welche Ch. Hottes bei ähnlichen Experimenten in den Zellen der Wurzelspitze von *Vicia Faba* gewonnen hatte, die aber von Strasburger in seiner Abhandlung: „Über Reduktionsteilung, Spindelbildung, Centrosomen und Cilienbildung im Pflanzenreiche" (Jena 1900) mitgeteilt wurden. Bis jetzt ist aber keine cytologische Studie veröffentlicht worden, welche uns mit sämtlichen Veränderungen in den Zellen der Wurzelspitze irgend einer, dem Einflusse von extremen Temperaturen ausgesetzten Pflanze bekannt machen sollte.

Demnach wird die Aufgabe meiner Arbeit sein, eine Untersuchung aller Veränderungen in den Zellen der Wurzelspitze von *Galtonia candicans* unter dem Einfluß von extremen Temperaturen zu bieten, sowie meine diesbezüglichen Resultate mit den von Schrammen schon mitgeteilten für *Vicia Faba* zu vergleichen.

Material und Methoden.

Untersucht wurden bei allen Experimenten die Wurzelspitzen von *Galtonia candicans*. Die Zwiebel dieser Pflanze ließ ich bei Zimmertemperatur im reinen Leitungswasser 3—4 Tage keimen, und nachdem die Wurzelspitzen eine Länge von 1—2 cm erreicht

---

[1]) Die vorliegende Arbeit ist in den Annalen der Serbischen Akademie der Wissenschaften zu Belgrad erschienen, und mit ihrer Bewilligung wird auch dieser Auszug veröffentlicht.

[2]) Über die Einwirkungen von Temperaturen auf die Zellen des Vegetationspunktes des Sprosses von *Vicia Faba*. [Inauguraldissertation.] Bonn 1902.

hatten, wurden sie zu den Experimenten mit extremen Temperaturen verwendet.

Es wurden zweierlei Experimente vorgenommen: bei höheren Temperaturen bis + 40° C und niederen bis — 5° C.

Zum Erzeugen von höheren Temperaturen diente der gewöhnliche Wärmekasten mit genauer Wärmeregulierung. Dagegen zum Erzeugen von niederen Temperaturen diente eine Mischung von Eis und Kochsalz oder die natürliche Kälte bei kalten Wintertagen. In beiden Fällen wurde aber das Wasser im Gefäß zuerst bis zur gewünschten Temperatur erwärmt oder abgekühlt, und erst dann die gekeimte Zwiebel darin eingetaucht.

Nach vollendetem Experimente wurde eine gewisse Anzahl von Wurzelspitzen abgeschnitten und in die bis zur entsprechenden Temperatur erwärmte oder abgekühlte Fixierungsflüssigkeit eingetaucht.

Als Fixierungsflüssigkeit diente das Flemming'sche Gemisch, in welcher die Objekte 48 Stunden verblieben. Das Auswaschen und die Entwässerung der Objekte, sowie die Überführung ins Parafinbad erfolgte in bekannter Weise.

Es wurde ausschließlich die Schnittmethode angewendet; die Dicke der Mikrotomschnitte betrug vorwiegend 6 μ.

Die Schnitte wurden nach Flemming mit drei Farben gefärbt.

Der normale Zellkern von *Galtonia candicans* enthält im Ruhezustande verhältnismäßig wenig Chromatin, welches an der Kernperipherie verteilt ist. In der Mitte des Zellkernes befindet sich ein großer Nukleolus, der in der Mitte seiner Masse eine Vakuole aufweist und vom chromatischen Kernnetze durch einen hellen Hof getrennt ist.

Der übrige Zellraum ist von Cytoplasma alveolarer Struktur ganz erfüllt.

I. Trophoplasma.

Die Zellen aus der Wurzelspitze, die einige Zeit lang bei niederen Temperaturen kultiviert waren, sind von Trophoplasma erfüllt, welches nur wenige Vakuolen aufweist. Außerdem enthält das Trophoplasma in solchen Zellen verhältnismäßig viele Stärkekörner, die leicht durch ihre charakteristische violette Färbung von anderen Bestandteilen des Cytoplasma zu unterscheiden sind.

Diese Tatsache hat zuerst C. Hottes[1]) bei ähnlichen Versuchen mit niederen Temperaturen konstatiert und als Hungerungserscheinung beschrieben. Bei der Einwirkung von hohen Temperaturen verhält sich das Trophoplasma ganz entgegengesetzt dem Verhalten des Trophoplasma in der Kälte. Schon bei der Wärme über 30° C wird das Trophoplasma sehr reduziert. Außerdem wird

---

[1]) Über den Einfluß von Druckwirkungen auf die Wurzel von *Vicia Faba*. [Inauguraldissertation.] Bonn 1901. p. 4.

im Trophoplasma eine gewisse Anzahl von kleinen und größeren Vakuolen gebildet. Durch erhöhte Temperatur werden immer größere Vakuolen gebildet, bis schließlich der ganze Zellraum von diesen eingenommen, das Trophoplasma aber als eine dünne Schicht an die Zellwände verdrängt wird (Fig. 18, 19).

Bei einer Temperatur von 40° C coaguliert das Trophoplasma in den Zellen von *Galtonia candicans*, und werden kleine Klümpchen gebildet, die sich viel intensiver als das normale Trophoplasma färben. Ein solches Stadium ist in der Figur 8 dargestellt. Die Wurzelspitze wurde nur eine Stunde bei 40° C kultiviert, dabei sind aber fünf größere und vier kleinere Körnchen schon gebildet. Sie färben sich mit drei Farben intensiv blau, manchmal auch blaßrot, und erinnern dadurch an extranukleare Nukleolen, wie das später p. 134 gezeigt werden wird. Dennoch ist anzunehmen, daß das Temperaturmaximum für das Trophoplasma in den Zellen der Wurzelspitze etwa bei 40° C liegt. Dies zeigt aber, daß die Wurzelspitze den hohen Temperaturen gegenüber bei weitem empfindlicher ist als der Sproß, dessen Trophoplasma erst bei + 52° C gerinnt, wie das Schrammen[1]) für den Sproß von *Vicia Faba* gezeigt hat.

Interessant ist auch der Umstand, daß solche Körnchen in je einer Vakuole sich befinden, und machen den Eindruck eines Nukleolus mit seinem hellen Hof.

In einzelnen Kältepräparaten weist das Trophoplasma eigentümliche Vakuolen auf. So sehen wir in der Figur 9 eine größere Vakuole im Trophoplasma dargestellt, in deren Mitte sich ein farbloses Körnchen befindet. Außerdem liegt in diesem Falle die beschriebene Vakuole dicht neben dem Zellkern, dessen Membran sie eingedrückt hat.

Ähnliche Vakuolen sehen wir auch in der Figur 11, dem Bilde einer Periblemzelle aus einer 7 Stunden bei 0,5° C kultivierten Wurzelspitze dargestellt. Hier sind aber die Vakuolen zahlreicher und etwas kleiner.

Es wurde schon bemerkt, daß diese Vakuolen nur in Kältepräparaten wahrzunehmen sind, deshalb nehmen wir an, daß diese Erscheinung als eine spezielle Reaktion niederer Temperatur aufzufassen ist.

Ähnliche Veränderungen hat auch Ch. Hottes für die Zellen der eingegipsten Wurzel von *Vicia Faba* beschrieben. So findet er „in den großen Vakuolen, im besonderen der Streckungszone, Haufen von orangegefärbten Körpern, die anscheinend coagulierte, osmotisch aktive Substanzen darstellen, liegen." Außerdem „um ein deutliches Körnchen erscheinen mehrere, oftmals konzentrische Ringe, die sich sowohl mit Hämatoxylin, Eosin, als auch mit der Flemmingschen Dreifarben-Methode violett färben." (p. 25.)

Hottes erklärt diese Erscheinung als eine Folge der Reduktion der Cytoplasmamasse, mit welcher auch die beschriebenen Veränderungen bei niederen Temperaturen zu vergleichen wären.

[1]) l. c. p. 15.

II. Kinoplasma.

Als Einfluß von niederen Temperaturen auf das Kinoplasma ist eine Hemmung in der Ausbildung neuer und die herabgesetzte Aktivität der vorhandenen kinoplasmatischen Strukturen zu betrachten. Die Ausbildung der Spindel ist verlangsamt und bei noch niederen Temperaturen auch ganz gehemmt.

Ebenso ist die Funktion der Spindelfasern bei niederen Temperaturen ganz unregelmäßig geworden. Die Folge davon ist ein unregelmäßiger Transport der Chromosomen; einzelne Chromosomen gelangen nicht gleichzeitig, oder gelangen überhaupt nicht an die Spindelpole. Infolge der ungleichzeitigen Insertion der Spindelfasern an die Chromosomen gelangt nur ein Teil derselben an die Spindelpole; der andere Teil von Chromosomen (ein oder mehrere) bleibt auf seinem Wege nach dem Spindelpole als eine Chromatinverbindung zwischen beiden Chromosomengruppen.

Diese chromatischen Verbindungen (Brücken) können auch dadurch entstehen, daß beide Spalthälften eines Chromosomes an einem Ende kleben bleiben. Werden sie von Spindelfasern erfaßt, so werden sie nicht bis an die Spindelpole transportiert, infolge der herabgesetzten Aktivität der Spindelfasern. So sehen wir in Fig. 10, in welcher die Chromosomen auf dem Stadium der Anaphase dargestellt sind, eine chromatische Verbindung zwischen beiden Tochterkneueln.

In der Figur 11 sehen wir dagegen zwei solche Chromatinverbindungen, und für eine von diesen können wir wohl annehmen, daß sie durch eine Verschmelzung beider Spalthälften eines Chromosoms an einem Ende entstanden ist, während die beiden anderen Enden von Spindelfasern erfaßt und nach den Spindelpolen gerichtet wurden. Wir nehmen also an, daß zwei Spindelfaserbündel von beiden Spindelpolen her sich an das eine Ende eines schon längsgeteilten Chromosoms inseriert haben. Durch die Kontraktion der Spindelfasern werden auch die korrespondierenden Spalthälften dieses Chromosoms nachgezogen, gelangen aber nicht an die entsprechenden Spindelpole, entweder infolge der herabgesetzten Aktivität der Spindelfasern selbst, oder weil die Spalthälften fest aneinander kleben bleiben. Für die letzte Annahme sprechen besonders die in der Figur 11 dargestellten Chromatinverbindungen, welche in ihrer Mitte eine deutliche Verdickung, beziehungsweise einen Einschnitt aufweisen.

Die linke Chromatinverbindung in dieser Figur ist wahrscheinlich aus zwei Chromosomen entstanden, die mit einem Ende verklebt, mit anderen aber nach den entsprechenden Spindelpolen zu gerichtet wurden.

Die rechte Chromatinverbindung ist aber aus beiden Spalthälften eines Chromosoms entstanden, welche nur mit einem Ende sich berühren. Auf die Einwirkung von niederen Temperaturen ist weiter eine Verschmelzung von Chromosomen zu beiden Tochterkernen zurückzuführen, wie das in den Figuren 10—12 dargestellt worden ist.

An beiden Spindelpolen verklumpen und verschmelzen die Chromosomen zu einer kompakten Masse, in welcher nicht mehr die Konturen einzelner Chromosomen zu unterscheiden sind.

In allen beschriebenen Fällen sahen wir die Chromatinverbindungen aus den Chromosomen selbst oder aus deren Spalthälften entstehen. Außerdem konnten wir feststellen, daß eine Verbindung zwischen beiden Chromatingruppen auch durch den Nukleolus, welcher seine ursprüngliche Form ganz verändert hat, hergestellt werden kann.

Einen solchen Fall haben wir in der Figur 14 dargestellt, wo die beiden Tochterkerne ein in der Länge ausgezogener Nukleolus verbindet.

Bekanntlich färbt sich der Nukleolus mit drei Farben intensiv hellrot, die Chromosomen dagegen purpurrot, welche Eigenschaft uns die Möglichkeit bietet, beide Bestandteile scharf voneinander zu unterscheiden.

Auf Grund dieses funktionellen Verhaltens können wir nun feststellen, daß die in der Figur 14 dargestellte Chromatinverbindung aus der Masse des Nukleolus entstanden ist. Eine weitere Stütze für unsere Annahme finden wir in dem in der Figur 15 dargestellten Stadium, auf welchem zwei Nukleolen zwischen beiden Tochterkernen vorhanden sind. Die beiden Nukleolen färben sich hellrot und sind von je einem hellen Hof umgeben, woraus der Schluß zu ziehen ist, daß diese Massen mit den wahren Nukleolen identisch sein müssen. Die Form der beiden Nukleolen ist insofern geändert, als ihre Masse in zwei lange Enden ausgezogen ist. Diese Enden färben sich etwas blasser als die zentrale Masse selbst, erscheinen aber auch bei der stärksten Vergrößerung als kontinuierliche Verlängerung der Nukleolarmasse. Wir konnten also in diesen Enden keine mit dem Nukleolus verklebten Chromosomen wiedererkennen.

Schrammen[1]) hat als „hauptsächliche Eigentümlichkeit des Kinoplasma bei der Einwirkung von Kältegraden eine Hemmung in der Ausbildung und eine sehr herabgesetzte Aktivität schon vorhandener kinoplasmatischer Strukturen“ beschrieben. Er findet auch „kleine Spindel und dünne Faserbündel als Eigentümlichkeit der Karyokinesen in den Kälteversuchen.“

In den sich teilenden Zellen derjenigen Sprosse, welche der Kälte ausgesetzt waren, findet Schrammen ebenfalls eine Chromatin verbindung, wenn auch nicht so häufig wie bei der Einwirkung von hohen Temperaturen.

Während die Tätigkeit der kinoplasmatischen Strukturen bei niederen Temperaturen gehemmt wurde, ist sie bei hohen Temperaturen sehr gesteigert. Infolgedessen finden wir in den Wärmepräparaten viel größere Spindeln mit kräftigeren Spindelfasern, die sich viel intensiver als die normalen färben. In den wachsenden Zellen vergrößert sich die Spindel viel mehr in die Länge als die Zellwände selbst; sie muß sich in der Zelle vorwölben oder herumwinden und berührt mit ihrer Mitte die laterale Zellwand, mit

[1]) l. c. p. 17.

ihren Enden die Zellkerne (Fig. 16). Infolge erhöhter Aktivität der Spindelfasern werden die Chromosomen sehr schnell an die Spindelpole transportiert, weshalb die Kernteilungen von kurzer Dauer sind und schnell ihrem Ende zustreben (Fig. 16).

Eine Folge davon ist, wie das von Schrammen[1]) gezeigt wurde, „das häufige Unterlassen einer Wandbildung und die hierdurch veranlaßte große Zahl von zweikernigen Zellen“ (Fig. 17). Endlich treffen wir in den Wärmepräparaten eine Verkettung der Chromosomen, welche dadurch entstanden ist, daß einzelne Chromosomen sehr schnell an die Spindelpole herantransportiert wurden, während eine Anzahl davon gar nicht von Spindelfasern erfaßt wurde. So sehen wir in Figur 20 eine ganze Chromosomenkette, durch welche beide Chromosomengruppen verbunden sind.

Einen weiteren Schritt in der Verkettung der Chromosomen sehen wir in der Figur 21 dargestellt.

Alle Chromosomen sind gegenseitig zu zwei Ketten verbunden, die parallel zu der Längsachse der Spindel verlaufen.

Die beiden chromatischen Ketten sind in der Spindelmitte getrennt, wo auch eine Vakuole vorhanden ist, und sind verbunden nur durch ein am unteren Spindelende liegendes Chromosom.

Ähnliche Chromatinverbindungen, wie sie in meinen Kältepräparaten beschrieben wurden, findet auch Schrammen in ziemlich großer Zahl in seinen Wärmepräparaten. Daraus könnte man wohl schließen, daß der Einfluß extremer Temperaturen auf die Zellen der Wurzelspitze und des Sprosses einer Pflanze nicht ganz derselbe, vielmehr bei der Entstehung der Chromatinverbindungen gerade ein entgegengesetzter sei.

Es wurde schon gezeigt (p. 129), daß beim Kultivieren in der Wärme große Vakuolen in dem Trophoplasma infolge des schnellen Wachstums der Pflanze entstanden sind.

Diese Vakuolen in dem Trophoplasma deformieren die Spindel und nötigen den Chromosomen eine abnorme Lage auf. So ist in der Figur 18 eine solche Zelle mit zwei großen Vakuolen dargestellt, welche die Spindelfasern und die Chromosomen selbst an die Zellwände gedrückt haben.

Aus der Lage der Chromosomen können wir den Schluß ziehen, daß sich der Zellkern im Stadium der Metaphase befand. Durch die Vergrößerung der Vakuolen wurde ein Teil der Chromosomen zwischen beiden Vakuolen eingeengt, der größere Teil aber nach unten gedrückt, während nur ein einziges Chromosom nach dem oberen Spindelpol gerichtet worden ist. In der Figur 19 haben wir ebenfalls eine durch die Vakuolen deformierte Spindel mit zwei Chromosomengruppen.

Solche deformierte Spindeln geben demnach keine abnormen Zellkerne, weil die Chromosomen nachträglich nach dem entsprechenden Spindelpole transportiert werden. Beim normalen Weiterkultivieren der Wurzelspitzen, in deren Zellen solche deformierte Spindeln vorkommen, werden aber keine abnormen Zellkerne ge-

[1]) l. c. p. 19.

bildet, da nach einiger Zeit die Vakuolen verschwinden und die Spindel ihre ursprüngliche Form bekommt.

In den Wärmepräparaten trafen wir endlich im Trophoplasma auch solche kinoplasmatischen Fasern, welche außerhalb des Zellkernes gebildet wurden. Diese Fasern zeigen eine gewisse Ähnlichkeit mit den Spindelfasern und werden deshalb als aktiviertes Trophoplasma betrachtet (Fig. 8), wie das auch Strasburger[1]) nach Versuchen von Ch. Hottes für *Vicia Faba* gezeigt hat.

III. Der Zellkern und der Nukleolus.

Die Kälte wirkt deformierend auf den ruhenden Kern, welcher dadurch eine unregelmäßige, amoeboide Gestalt bekommt (Fig. 2).

Außerdem ändert der Zellkern seine Form auch in der Wärme, aber nicht in dem Maße, wie in der Kälte. Dabei ist interessant, daß der Zellkern zuerst ein oder mehrere Hörnchen bekommt, und zwar an der von der Wurzelspitze abgewandten Zellwand. Erst später kommen auch an anderen Punkten des Zellkernes solche Auswüchse mit entsprechenden Vertiefungen auf, wodurch die Umrisse des Kernes ganz unregelmäßig werden.

Beim längeren Kultivieren in der Kälte, in unserem Falle 27 Stunden bei 1,7° C, bekommt der Zellkern eine längliche Form (Fig. 6). In der Mitte des verlängerten Kernes zeigt sich bald ein merklicher Einschnitt, der immer tiefer wird, bis endlich der ganze Kern in zwei ungleiche Abschnitte geteilt wird (Fig. 7). Diese Anomalien sind Pseudoamitosen genannt, da sie mit echten Amitosen nicht zu vergleichen sind, sondern deformierte Kerne darstellen, wie das auch Schrammen[2]) für die Zellen des Sprosses von *Vicia Faba* gezeigt hat. Im Allgemeinen kann man sagen, „daß die Kälte die Ausbildung der chromatischen Substanz“ hemmt, „Wärme sie dagegen fördert“. So sehen wir in der Figur 2 das chromatische Netz ziemlich locker und mit wenig Chromatin. Dagegen in den Zellen derjenigen Wurzelspitzen, welche in der Wärme kultiviert wurden, ist das Kernnetz viel dichter, mit feineren, aber zahlreicheren Chromatinkörnern. In den Kältepräparaten findet man in den Knoten des Kernnetzes kleinere oder größere Ansammlungen von Chromatin, welche den Eindruck von wahren Nukleolen machen. Diese chromatischen Ansammlungen färben sich blau, wie auch die übrige Chromatinmasse des Kernnetzes, während der Nukleolus mit Dreifarben sich intensiv rot färbt.

Deshalb werden solche Körner Pseudonukleolen genannt, die auch Schrammen in den Zellen des Sprosses von *Vicia Faba* beschrieben hat (p. 29). Einige solcher Pseudo-Nukleolen haben wir in der Fig. 2, 6 und 7 dargestellt.

Außer diesen Kälte-Pseudonukleolen hat Schrammen[3]) auch die sogenannten Wärme-Pseudonukleolen in den Zellen derjenigen

---

[1]) l. c. p. 143.
[2]) l. c. p. 27 und 28.
[3]) l. c. p. 33.

Sprosse, welche 5 Stunden bei einer Temperatur von 40° C kultiviert wurden, beschrieben. „Ihre Zahl kann eine beträchtliche sein, bis zu zwanzig Stück häufiger in einzelnen Kernen gezählt werden“ (p. 33), sind aber kleiner als die Kälte-Pseudonukleolen.

In unseren Wärmepräparaten konnten wir zwar eine sehr große Zahl von Körnchen im Kernnetze feststellen, sie machten aber gar nicht den Eindruck der Nukleolen.

Es sind dies vielmehr gewöhnliche chromatische Ansammlungen im Kernnetze, wie sie auch in normalen Kernen aufgefunden werden. Daraus ist wohl zu schließen, daß Pseudonukleolen in den Zellen derjenigen Wurzelspitzen von *Galtonia candicans* gebildet werden, welche nur in der Kälte kultiviert wurden. Beim Kultivieren in der Kälte zeigen weiter die Nukleolen eine Größen- und Massenzunahme. Außerdem wird auch die Zahl der Nukleolen in einer und derselben Zelle erhöht. So haben wir in der Figur 5 den Zellkern aus einer 5 Stunden lang bei 1,7° C kultivierten Wurzelspitze dargestellt. Statt der normalen Anzahl (1—2) der Nukleolen sehen wir hier fünf wahre Nukleolen. Dieser Zellkern befindet sich in der Prophase: Ein Teil des Chromatins aus dem Kernnetze hat sich schon zu Chromosomen differenziert, der andere Teil aber bildet noch das chromatische Kernnetz mit deutlichen Knoten.

In den Maschen dieses Kernnetzes befinden sich die Nukleolen, welche von allen Seiten durch das Netzgerüst umgeben sind, was den Eindruck eines hellen Hofes macht.

Die Masse eines jeden dieser fünf Nukleolen ist kleiner als die Masse eines normalen Nukleolus; ihre Gesamtmasse ist aber größer als die Masse eines oder beider normalen Nukleolen. Schrammen[1]) hat ebenfalls eine Größenzunahme der Nukleolen in den Zellen derjenigen Sprosse beschrieben, welche etwa zwei Tage lang Temperaturen unter 0° C ausgesetzt wurden. Auch er findet die Nukleolen in den Kernen „in größerer Zahl vor, als dies der Fall zu sein pflegt“.

Die extranuklearen Nukleolen, welche Strasburger[2]) „als einen Überschuß von Nukleolarsubstanz“ auffaßt, konnten wir in unseren Kältepräparaten nicht auffinden.

Dagegen in unseren Wärmepräparaten trafen wir in dem Trophoplasma eine größere Zahl rundlicher Körnchen, welche sich gewöhnlich blau, die größeren dagegen blaßrot färbten, wie das in der Figur 8 dargestellt wurde. Diese Gebilde betrachten wir als coagulierte Trophoplasmaklümpchen, wie dies p. 129 betont wurde. Ebensowenig konnte Schrammen extranukleare Nukleolen in den Zellen der Sprosse, welche der Kälte ausgesetzt waren, nachweisen. Auf Seite 37 sagt Schrammen darüber folgendes: „Dagegen habe ich dieselben (extranukleare Nukleolen) bei analoger Versuchsanordnung, allerdings mit dem Unterschiede, daß das Medium Luft statt Wasser war, in meinen Präparaten bei allen Kälteversuchen nicht beobachten können.“

---

[1]) l. c. p. 36.
[2]) l. c. p. 130.

Schrammen sucht dieses abweichende Verhalten mit Strasburg'scher[1]) Meinung zu begründen, „daß verschiedene Pflanzenarten, ja verschiedene Individuen derselben Art und verschiedene Gewebe desselben Individuums in dem Vorhandensein oder Fehlen eines solchen Überschusses an Nukleolarsubstanz voneinander abweichen können." Die interessante Erscheinung von Kerndurchpressungen in den Zellen der Versuchspflanze haben wir in unseren Kältepräparaten nicht beobachtet. Um diese interessante Reaktion der Versuchspflanze gegenüber den Temperatureinflüssen feststellen zu können, haben wir zu unseren Versuchen auch die Wurzelspitzen von *Allium cepa,* welche in einer Kälte von — 5° C $^1/_2$—2 Stunden kultiviert wurden, verwendet.

Trotzdem bekamen wir auch hier keine besseren Resultate, was uns veranlaßte, anzunehmen, daß die Zellkerne aus den Wurzelspitzen von *Galtonia candicans* und *Allium cepa* in dieser Hinsicht sich anders verhalten als die Zellkerne aus dem Sprosse derselben Pflanze.

Figurenerklärung.

Sämtliche Figuren sind mit Hilfe des Ab é'schen Zeichenapparates gezeichnet.

Fig. 1. Eine Periblemzelle mit normalem Zellkern im Ruhezustande. Ok. III, Obj. $^1/_{12}$ L.

Fig. 2. Eine Periblemzelle mit dem Zellkerne im Ruhestande. Die Wurzel war einer Temperatur von $1^1/_2$° C eine halbe Stunde ausgesetzt. Amoeboide Form des Zellkernes mit Pseudonukleolen. Ok. III, Obj. $^1/_{12}$ Zeiß.

Fig. 3. Der Zellkern ist im Ruhezustande. Die Wurzel wurde einer Temperatur von 40° C eine halbe Stunde ausgesetzt. Die Bildung der Auswüchse. Ok. III, Obj. $^1/_{12}$ Zeiß.

Fig. 4. Wie die Figur 3, die Form des Zellkernes ist aber viel unregelmäßiger geworden.

Fig. 5. Eine Periblemzelle mit dem Zellkerne in der Prophase. Die Wurzel wurde einer Temperatur von 1,7° C 27 Stunden ausgesetzt. Die Bildung von fünf wahren Nukleolen, welche sich in den Maschen des chromatischen Kernnetzes befinden. Ok. III, Obj. $^1/_{12}$ Zeiß.

Fig. 6. Der Zellkern ist im Ruhezustande. Die Wurzel wurde einer Temperatur von 1,7° C 27 Stunden ausgesetzt. Die längliche Form des Zellkernes mit einem Einschnitte in seiner Mitte. Ok. V, Obj. 6 L.

Fig. 7. Wie die Figur 6, nur der mittlere Einschnitt ist tiefer geworden.

Fig. 8. Eine Periblemzelle mit dem Zellkern im Ruhezustande. Die Wurzel wurde einer Temperatur von 40° C 1 Stunde ausgesetzt. Die Bildung der kinoplasmatischen Fasern und der Körnchen von coaguliertem Cytoplasma. Ok. III, Obj. $^1/_{12}$ L.

Fig. 9. Eine Periblemzelle mit dem Zellkerne im Ruhezustande. Die Wurzel wurde einer Temperatur von $1^1/_2$° C eine halbe Stunde ausgesetzt. Die Bildung der Vakuolen im Trophoplasma. Ok. III, Obj. $^1/_{12}$ Zeiß.

---

[1]) l. c. p. 130.

Fig. 10. Der Zellkern befindet sich in der Anaphase. Die Wurzel wurde einer Temperatur von 1° C 5 Stunden ausgesetzt. Die beiden chromatischen Gruppen sind durch eine chromatische Brücke verbunden. Ok. III, Obj. $^1/_{12}$ L

Fig. 11. Der Zellkern befindet sich in der Anaphase. Im Trophoplasma sind Vakuolen mit kompakten Zentren gebildet. Die Wurzel wurde 7 Stunden bei + 0,5° C kultiviert. Ok. IV, Obj. $^1/_{12}$ Zeiß.

Fig. 12. Der Zellkern befindet sich in der Anaphase. Die Chromosomen sind in zwei Gruppen verklebt, welche durch eine chromatische Verbindung vereinigt sind. Die Wurzel wurde sechs Stunden bei 0,5° C kultiviert. Ok. III, Obj. $^1/_{12}$ L.

Fig. 13. Wie die Figur 12, nur ist die angebahnte Verklebung der Chromosomen hier vollendet.

Fig. 14. Eine Periblemzelle mit dem Zellkerne in der Anaphase. Die beiden Chromosomengruppen sind durch einen Nukleolus verbunden. Die Wurzel wurde 6 Stunden bei 0,5° C kultiviert. Ok. IV, Obj. $^1/_{12}$ Zeiß.

Fig. 15. Wie in der Figur 14, nur zwischen beiden Chromosomengruppen befinden sich zwei Nukleolen im hellen Hof. Ok. III, Obj. $^1/_{12}$ L.

Fig. 16. Der Zellkern befindet sich in der Anaphase; die Spindel ist stark gebogen. Die Wurzel wurde eine halbe Stunde bei 40° C kultiviert. Ok. III, Obj. $^1/_{12}$ Zeiß.

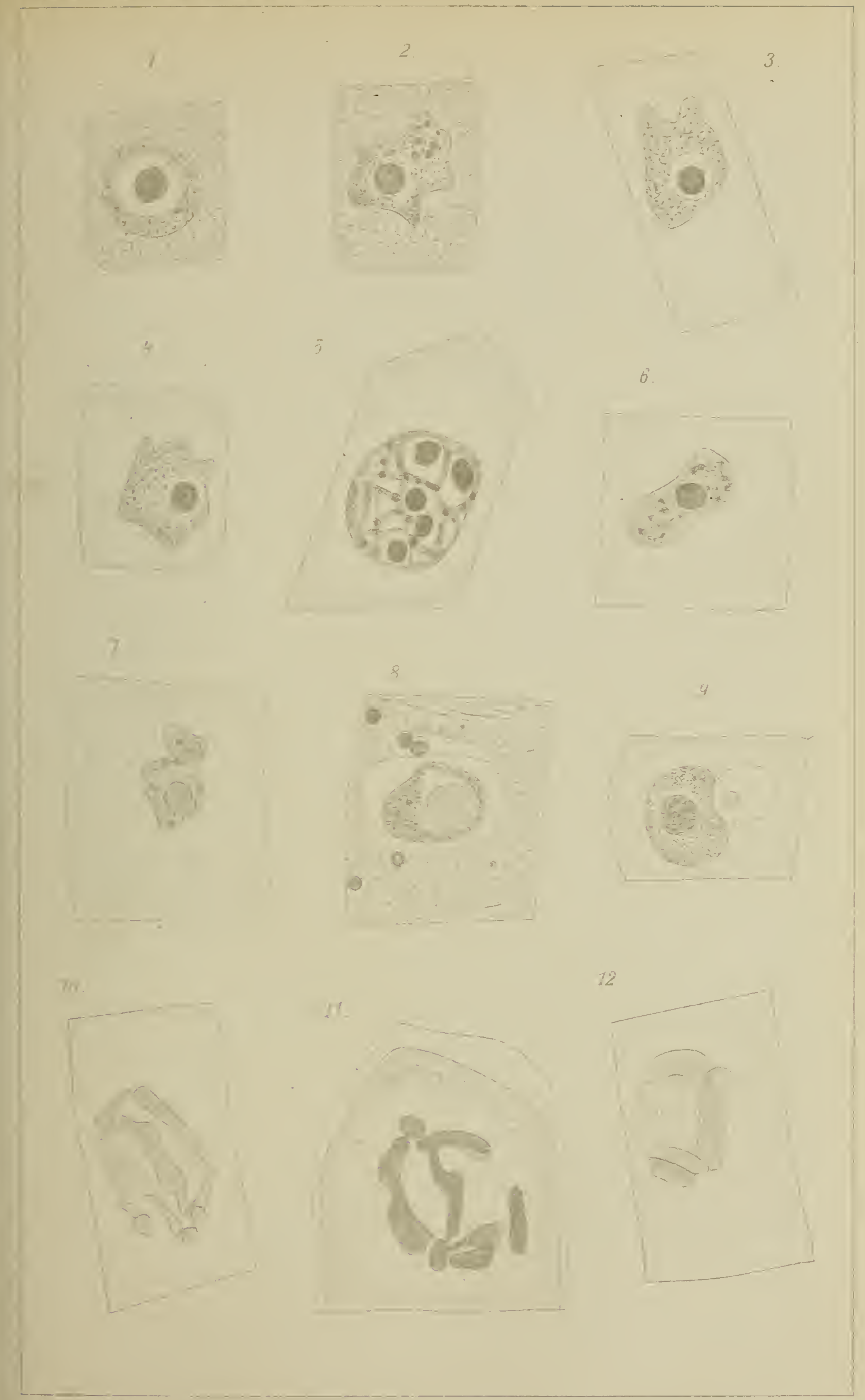
Fig. 17. Eine Periblemzelle mit zwei Zellkernen im Ruhezustande. Die Wurzel wurde bei 37° C 7 Stunden lang kultiviert. Ok. III, Obj. $^1/_{12}$ L.

Fig. 18. Eine Periblemzelle mit zwei großen Vakuolen, welche die Spindel deformiert und die Chromosomen vom Spindeläquator verdrängt haben. Die Wurzel wurde eine halbe Stunde bei 40° C kultiviert. Ok. III, Obj. $^1/_{12}$ Zeiß.

Fig. 19. Wie in der Figur 18, nur die Spindel ist durch beide Vakuolen mehr deformiert.

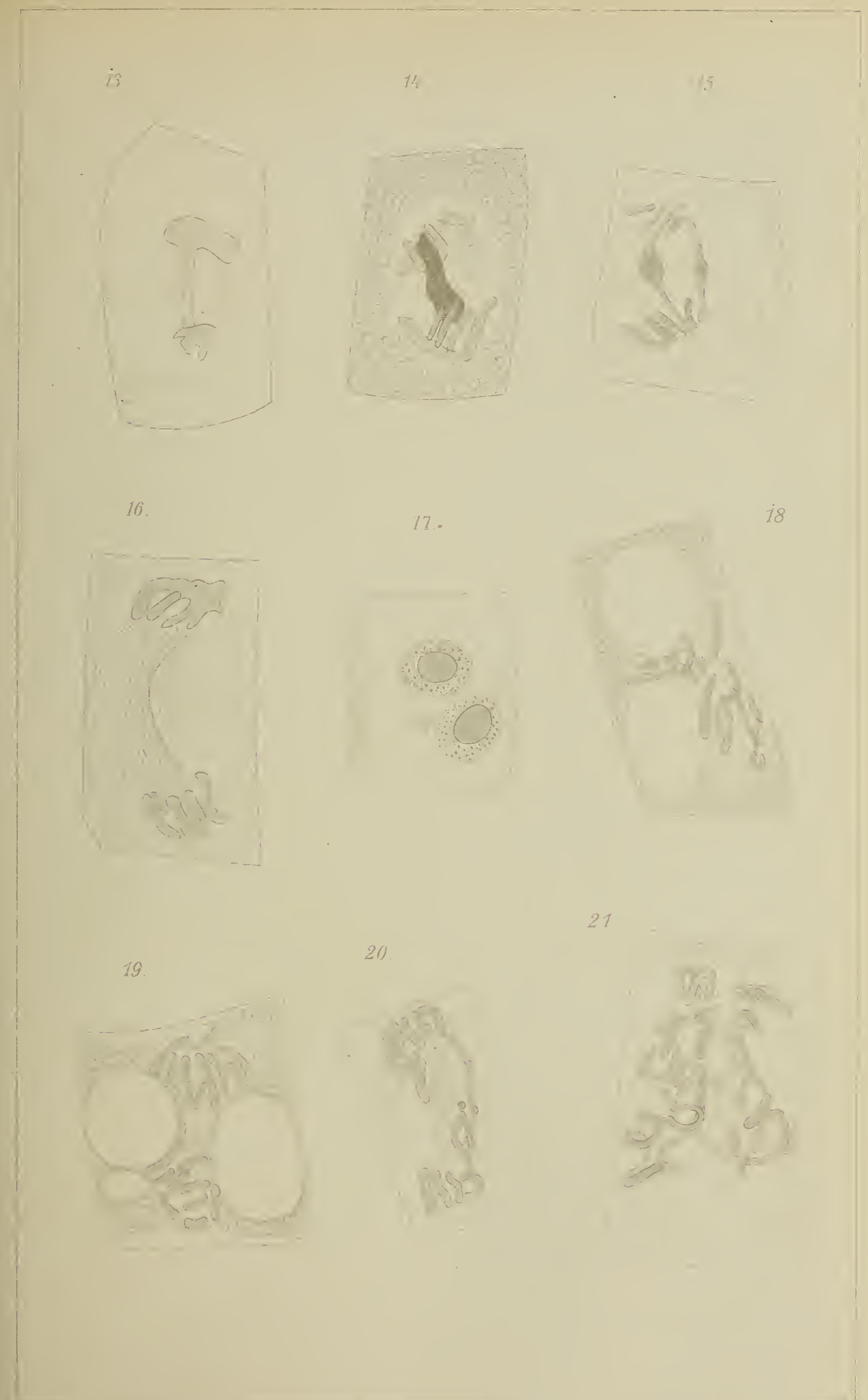
Fig. 20. Eine Periblemzelle mit dem Zellkern in der Anaphase. Die beiden Chromosomengruppen sind durch eine Chromosomenkette aus mehreren Chromosomen verbunden. Die Wurzel wurde eine halbe Stunde bei 40° C kultiviert. Ok. III, Obj. $^1/_{12}$ Zeiß.

Fig. 21. Eine Periblemzelle mit zwei Chromosomenketten. Die Wurzel wurde bei 40° C kultiviert. Ok. III, Obj. $^1/_{12}$ Zeiß.



P. Georgewitch del.

Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.



[illegible] gez.

Verlag von C. Heinrich, Dresden.


BRITISH MUSEUM
B
D
NATURAL HISTORY

Grundzüge zur Biologie der Laubblätter.

Von

Dr. A. Hansgirg,

Universitäts-Professor d. Z. in Wien.

Vorwort.

Die vorliegende kleine Arbeit, welche auch eine umgearbeitete Ausgabe (Miniaturausgabe) meiner im Jahre 1902 in Leipzig erschienenen „Phyllobiologie" bildet, soll das Interesse der weiteren botanischen Kreise an dem biologischen Studium, speziell an der nicht minder als die Blütenbiologie (Anthobiologie) wichtigen Laubblätterbiologie (Phyllobiologie) anregen.

Die in dieser Arbeit ausführlicher besprochene große Mannigfaltigkeit der Blattgestalten der bisher bekannten Blattpflanzen ist durch die bei verschiedenen Pflanzenarten in ungleichhohem Grade entwickelte Plastizität und spezifische Reaktionsfähigkeit auf Einwirkungen verschiedener äußerer Einflüsse erklärt und die Lehre angeführt worden, daß die Abänderungen in der äußeren Gestalt, der inneren Struktur etc. der Laubblätter durch das Zusammenwirken von inneren, phytopsychischen Tätigkeiten, optischer Sensibilität etc. und äußeren ökologischen Faktoren erfolgen.

Die phytopsychischen Prozesse und Regulierungen der dabei beteiligten selbstorganisierten Plasmamasse sind selbst bei den höchstorganisierten Pflanzenarten stets einfach und werden ohne ein besonderes, dem Nervensystem der Tiere entsprechendes Organ ausgeführt, da, wie bekannt, bei den Pflanzen die zur Erhaltung der organischen Einheit dienende Sinnen- und Seelentätigkeit nicht wie das Seelische bei höher organisierten Formen im Tierreiche durch miteinander in Verbindung tretende Empfindungen, plastische Vorstellungen und deren spontane Verarbeitung, Kombinierung usw. erfolgt, sondern ihr Leben (auch Sinnesleben, Seelenleben) und das Streben, den Verhältnissen sich anzupassen, mehr automatisch und scheinbar apsychisch sich äußert.

Wien, im Mai 1909.

Der Verfasser.

Inhaltsverzeichnis.

Erster Teil.

Einleitung, Geschichtliches und Allgemeines über die Schutzvorrichtungen der Laubblätter.

Wie die Biologie der Blüten, so hat auch die Biologie der Laubblätter in Folge des in den letzten vier Dezennien mit vielem Eifer betriebenen biologischen Studiums einen solchen Grad der Ausbildung erlangt, daß es auch in der Phyllobiologie gelungen ist, verschiedene Formen und den Bau der Assimilations- und Transpirationsorgane mit den Lebensverhältnissen der Laubblätter in ursächlichen Zusammenhang zu bringen und die morphologisch-biologische Ähnlichkeit oder Gleichartigkeit der Laubblätter verschiedener Pflanzenarten auf ähnliche Weise wie die Ähnlichkeit und den Isomorphismus der Blüten zahlreicher Pflanzen zu erklären.

Da jedoch die den isomorphen Laubblättern und Blüten gemeinsamen morphologischen Merkmale und biologischen Anpassungen durch bestimmte, auf die durch ihren Formenreichtum so ausgezeichneten Assimilations- und Transpirations-, resp. Reproduktionsorgane einwirkende äußere Agentien, vor allem durch Licht, Wärme, physikalische und chemische Natur des Wassers, des Bodens, der Luft etc. auf natürlichem Wege leichter als auf experimentellem Wege hervorgerufen werden können, so läßt auch die Erklärung der biologischen Anpassungen dieser Organe an die Außenwelt vom wissenschaftlichen Standpunkte noch viel zu wünschen übrig und es bleibt in der Phyllobiologie wie in der Anthobiologie noch so manche Frage ungelöst und weiteren Forschungen vorbehalten.

Was die geschichtliche Entwickelung der Phyllobiologie betrifft, so möge hier bloß erwähnt werden, daß nach Linné und einigen älteren Botanikern, welche auch das geheimnisvolle Leben der Laubblätter und Blüten zu erforschen sich bemühten, erst im vorigen Jahrhundert es gelang, die wahre Funktion der hauptsächlich der Atmung und der Assimilation dienenden Laubblätter streng wissenschaftlich zu erforschen und daß erst in der zweiten Hälfte des vorigen Jahrhunderts die Begründung der modernen Biologie der Laubblätter durch Ch. Darwin erfolgte.

Wie in der Anthobiologie erst nach dem Erscheinen des Werkes über die Entstehung der Arten und einiger blütenbiologischer Arbeiten von Ch. Darwin der weitere Ausbau der Blütenbiologie erfolgte, so verdankt auch die Phyllobiologie diesem großen Reformator der Naturwissenschaften die ersten drei bahnbrechenden Arbeiten, durch welche auch eine Anleitung und Anregung zu weiteren phyllobiologischen Forschungen gegeben wurde.

Schon wenige Jahre nach dem Erscheinen der Darwin'schen Werke über die Lianenblätter, die carni- und die insektivoren Blätter und die sogenannten schlafenden oder nyktitropischen Blätter sind durch die Arbeiten von Göbel, Kerner, Reinke, Stahl, Volkens, Schenk, Schimper, Warming, Delpino u. a. verschiedene phyllobiologische Typen der im Wasser und an der Luft lebenden Pflanzen näher bekannt geworden und die biologische Bedeutung zahlreicher Schutzmittel der Laubblätter gegen übermäßige Verdunstung, Tierfraß etc. ist wo möglich auch auf experimentellem Wege scharfsinnig erklärt worden.

Andere Forscher, welche auf diesem Gebiete der Pflanzenbiologie in den letzten vier Dezennien tätig waren und zur schnelleren Entfaltung der Phyllobiologie durch ihre über die verschiedenen Einrichtungen und Anpassungen der Laubblätter handelnden Arbeiten beigetragen haben, werden im Nachfolgenden noch erwähnt.

Auf Grund der bis zum Jahre 1900 erschienenen phyllobiologischen Literatur hat der Verfasser zuerst in seiner Arbeit „Zur Biologie der Laubblätter" eine Übersicht der damals bekannten biologischen Typen der Phyllophyten-Laubblätter mit Berücksichtigung der konversen, adversen und biversalen Anpassungscharaktere der Laubblätter zusammengestellt; später hat er in seinem im Jahre 1902 in Leipzig erschienenen Werk „Phyllobiologie" und in den im Jahre 1903 und 1904 publizierten Nachträgen zu diesem Werke mit Berücksichtigung der wichtigsten phyllobiologischen Arbeiten der neueren und neuesten Zeit die allgemeine Übersicht aller biologischen Klassen oder Typen der Laubblätter noch durch spezielle Übersichten der phyllobiologischen Typen und Subtypen von 125 Familien der Siphonogamen ergänzt.

Am Schlusse dieses kurzen Überblickes über die geschichtliche Entwickelung der Phyllobiologie sei hier noch bemerkt, daß die Frage, was der Vielgestaltigkeit der Pflanzenformen zu Grunde liegt, schon von Göthe beantwortet wurde, welcher das Blatt für

ein Grundorgan der Pflanze erklärte, dessen Funktion stets im Einklang mit der Form steht.

Wie die normalen grünen Laubblätter keineswegs bloß ein nutzloser Zierrat, „comae", für die man sie im Altertum gehalten hat, darstellen, sondern wichtige, hauptsächlich der Transpiration und Assimilation dienende Organe sind, so haben sich diese durch ihre flache Gestalt und ihre bestimmte Lichtstellung an den sie tragenden Axenorganen der Pflanzen zum Auffangen von Lichtstrahlen dienende, die Kohlensäure aus der Atmosphäre unter dem Einfluß des Lichtes verarbeitende Blätter, um andere Funktionen zu übernehmen, in Blumenblätter und Fortpflanzungsorgane metamorphosiert.

Die von Ch. Darwin begründete Phyllobiologie oder die Lehre von den Lebenserscheinungen der Laubblätter, welche einen wichtigen Teil der biologischen Botanik darstellt, sucht in erster Reihe die Bedeutung der überaus großen Formmannigfaltigkeit und der verschiedenen Schutzvorrichtungen dieser in der Regel einfach grün gefärbten Organe zu ermitteln.

In der nachfolgenden kurzgefaßten Übersicht der bisherigen Ergebnisse der phyllobiologischen Forschungen wird auf einige in die Kategorie der schützenden Ähnlichkeit gehörige Anpassungen und Schutzvorrichtungen der Laubblätter und auf die Phyllakteriologie der Laubblätter, die Schutzeinrichtungen der Blattknospen, welche wie die Anpassungen der Blütenknospen im Pflanzenreiche bei den Phyllo- und Anthophyten fast allgemein verbreitet sind, nicht näher eingegangen; andere Anpassungen der Laubblätter, z. B. die verschiedenen Schutzmittel der plasmatischen Zellorgane, der Proto- und Chloroplasten gegen die Einwirkung äußerer Einflüsse u. s. w. müssen jedoch hier gänzlich unberücksichtigt gelassen werden.

Was die Tierähnlichkeit der Laubblätter betrifft, so sei hier erwähnt, daß es nach den bisherigen Untersuchungen noch im Unklaren bleibt, ob der Tierwelt ein ähnlicher Einfluß auf die Form und den Bau der Assimilations- und Transpirationsorgane der Phyllophyten zukommt, wie er für die mimetische Tierähnlichkeit der Blüten und Samen nachgewiesen ist.

Da es bisher nicht experimentell festgestellt wurde, ob die Tierähnlichkeit der vespertilio-, papilioartigen und ähnlichen Blattspreiten, die Schlangenähnlichkeit der Blattstiele etc. einiger Tropenpflanzen, wie die Schlangenkopfähnlichkeit der Blumenknospen u. s. w., den Pflanzen zum Schutze gegen Tierfraß und andere Gefahren auf ähnliche Art dient wie der Isomorphismus der Laubblätter einiger einheimischer Pflanzen mit *Urtica dioica*, so ist in Betreff der nachgeäfften (mimetischen) Schutz- und Trutzfärbung, resp. Ähnlichkeit der Laubblätter etc., bisher nicht in dem Sinne zu sprechen wie von der anthobiologischen und zoologischen Nachäffung oder Mimikry.[1])

Durch die bisherigen Untersuchungen ist noch nicht nach-

[1]) Wie z. B. von der Blatt-, Rinden-, Astähnlichkeit etc. zahlreicher Insekten oder von der Schlangen- und Schmetterlingsmimikry u. a.

gewiesen worden, ob die habituelle morphologische Ähnlichkeit oder Gleichartigkeit (Isomorphismus) der Laubblätter aller bisher bekannten, paarweise einander ähnlichen Pflanzenartungen eine bestimmte biologische Bedeutung hat, und es bleibt noch zu erklären. ob z. B. die Eichenblattähnlichkeit etc. als eine hochgradige Anpassung an die gleichen Lebensbedingungen zur Anlockung von für die solche Blätter tragenden Pflanze nützlicher Tiere (als konverse Anpassung), oder ob sie nur als eine zufällige und nutz- resp. funktionslose Formähnlichkeit zu deuten ist.

Selbst der kausale Zusammenhang zwischen Form, Bau und der biologischen Funktion der Laubblätter und ihrer Bestandteile, der verschiedenen schützenden Ausrüstungen und Anpassungen der Blätter und deren Ursachen (formativen Reizen) etc. ist bei den meisten von diesen Pflanzen noch nicht genügend, den Ansprüchen der Wissenschaft entsprechend erklärt worden.

Daß die Daphnienähnlichkeit der Utricularia-Blasen und die Laubblätter gewisser insektenfressender Pflanzen durch ihre Form, Gestalt und andere konverse Anpassungen, ähnlich wie die Blüten durch ihren Bau, Farbe, Geruch, Geschmack etc., gewisse Faktoren (den Tier- bez. Insektenbesuch) zu ihrem Vorteile ausnützen und vor verschiedenen Nachteilen geschützt sind, ist schon vor Veröffentlichung des bekannten, über die sog. insektenfressenden Pflanzen abhandelnden Werkes von Ch. Darwin nachgewiesen worden.

Ähnlich dient zum Nutzen der Pflanzen auch die Buntscheckigkeit der Blattspreiten und die Blütenfärbung der als Schauapparat fungierenden Spatha der Aroideen und ähnlichen, der Hoch-, Hüll-, Kelch- und Deckblätter zahlreicher Pflanzen, deren honigrote, glänzend blaue, dunkel violette, braune, ziegelrote, goldgelbe, schneeweise und ähnliche Farbe wie die auffallende Größe etc. der Hochblätter, der blattartigen als Schauapparat dienenden Kelchzipfel und ähnlichen hauptsächlich zur Anlockung von Insekten und ähnlichem bestimmt ist.

Es kann weiter auch angenommen werden, daß die verschiedene Färbung der Blattspreite und Blattstiele, die Zwei- und Dreifarbigkeit, der metallische Glanz etc. der Laubblätter, deren Epidermis oft auf der Unterseite anders als auf der Oberseite gefärbt ist oder glänzt u. s. w., wie die nachgeäffte Trutzfärbung der Blüten, Samen etc. als ein wirksames Schutzmittel gegen pflanzenfressende Tiere dient, obwohl die biologische Bedeutung der verschiedenen Farben etc. teils als Schreck-, teils als Lockfarben oder gleichzeitig als Schreck-, Schutz-, Trutz- und Lockfarben gedeutet wird, und die oft sehr auffallende Zweifarbigkeit der Laubblätter, vor allem der mit gefärbter Behaarung, Schuppen- oder Schülferbekleidung versehenen Blätter teils zu den adversen, zur Abschreckung gewisser Tiere dienenden, teils zu den konversen, die Anlockung bewirkenden oder zu den biversalen Anpassungserscheinungen gehört, und die Bedeutung der gleichen und ungleichen Farben der unter verschiedenen biologischen Verhältnissen entstandenen Formen der Laubblätter nicht immer dieselbe ist wie

bei den Blüten, sondern meist zu den mimetischen Erscheinungen nicht gehört.

Ähnliches gilt auch von der Urnen-, Becher-, Schalen-, Schild-, Sack-, Krug-, Schlauch- etc. Ähnlichkeit der Laubblätter, deren biologische Bedeutung erst durch weitere vergleichende und ähnliche biologische Untersuchungen wird festgestellt werden können, da die bisherigen Beobachtungen darüber meist nur negative Resultate lieferten.

Auch über die biologische Bedeutung der zahlreichen vom Verfasser in seiner „Phyllobiologie“ angeführten tierähnlichen und der einander oft zum Verwechseln mimetisch ähnlichen Laubblätter ist bisher fast gar nichts Positives festgestellt worden.

Was die außerordentlich große Mannigfaltigkeit in der äußeren Gestalt und im inneren Bau der Laubblätter betrifft, so wird diese teils durch die Verschiedenheit der Vegetationsverhältnisse in verschiedenen Zonen und Pflanzenregionen erklärt, teils entspricht sie auch den ungleichen Arbeitsleistungen dieser in erster Linie der Assimilation und Transpiration dienenden Organe, an welchen infolge der Arbeitsteilung nicht selten auch eine Gliederung und Komplikation im inneren Aufbau zustandekommt.

Bei allen mit Laubblättern versehenen Pflanzenarten entspricht nämlich der Bau und die Form der stofferzeugenden und der Verdunstung dienenden Organe nicht bloß der spezifischen Konstitution, sondern auch den klimatischen, ökologischen und ähnlichen Verhältnissen am besten, da alle Pflanzenarten sich den Naturverhältnissen ihres Standortes etc. mehr oder weniger anzupassen vermögen und zwischen den äußeren Einflüssen und den durch sie hervorgerufenen Veränderungen ein kausaler Nexus besteht, was in neuerer Zeit auch auf experimentellem Wege an zahlreichen Luft- und Wasserpflanzen nachgewiesen wurde.

Auch die Reduktion des Laubes, die Ausbildung von grünem transpirierenden Gewebe in der Rinde der Stengel und Luftwurzeln vieler aphyller Xerophyten und Epiphyten ist wie die Ausbildung von verschieden großen, ungleich geformten Assimilations- und Transpirationsflächen der Laubblätter bei den Hygro-, Meso- und Trophophyten, samt der mit der Form, Größen- etc. Veränderung zusammenhängenden speziellen Ausbildung der Nervatur, der Luftlücken und Spaltöffnungen, Runzeln, Aussackungen und Hervorwölbungen der Blattspreite, Kräuselungen etc. des Blattrandes u. s. w. durch direkte Anpassungen an veränderte klimatische, ökologische und ähnliche Lebensverhältnisse zu erklären.

Doch der Nachweis jener Faktoren, welche bestimmte erbliche Entwicklungstendenzen, z. B. die Asymetrie der ungleichseitig entwickelten Blätter oder die Zwei- und Dreigestaltigkeit (Di- und Trimorphismus) der Aërophyten-Laubblätter oder deren Polymorphismus bedingen, ist weniger leicht als z. B. die Konstatierung der Tatsache, daß die Ausbildung der Spaltöffnungen an den ursprünglich spaltöffnungsfreien Laubblättern einiger Wasserpflanzen hauptsächlich davon abhängt, ob die betreffenden Pflanzen in seichtem oder tiefem, stillstehendem oder flutendem Wasser oder an mehr

oder weniger trockenen oder feuchten Standorten sich entwickeln, da sich bei den meisten hydro-, helo- und aërophytischen Pflanzenarten mit ungleich ausgebildeten Laubblättern exakte Versuche über die Entstehung der Di-, Tri- oder Polymorphie der Laubblätter, wie über die Homeo-, Hetero- und Anisopleurie, Dichotropie, Klinomorphie, habituelle, laterale und transversale Heterophyllie oder Anisophyllie, welche oft ganze Gattungen und Sektionen charakterisiert, meist nur mit großen, oft immensen Schwierigkeiten durchführen lassen.

Deshalb ist es bisher nicht gelungen, eine genügende Erklärung der Ursachen zu geben, welche die bald als Norm, bald nur zufällig auftretende laterale und habituelle Anisophyllie, d. h. die Eigenschaft der plagiotropen Sprosse auf verschiedenen Seiten, resp. bloß an den Seitensprossen (laterale Anisophyllie) oder an allen Sprossen (habituelle Anisophyllie) Laubblätter von verschiedener Größe etc. auszubilden, hervorrufen.

Ebensowenig sind durch die bisherigen Untersuchungen die inneren Ursachen festgestellt worden, welche die einzelne Arten der Phyllophyten charakterisierende und scheinbar unabhängig von äußeren Einflüssen auftretende Heterophyllie und Asymmetrie der Laubblätter bedingen, und welche im ganzen Pflanzenreiche bald die Unveränderlichkeit der Form durch viele Generationen hindurch, bald unter sonst gleichen Umständen die bloß bei den plastischen Arten auftretende, den veränderten Lebensverhältnissen entsprechende Variation bewirken.

Durch in neuerer Zeit durchgeführte experimentelle Untersuchungen über die phyllobiologische Anpassungsfähigkeit der Pflanzen ist nachgewiesen worden, daß bei zahlreichen plastischen und pleomorphen Pflanzenarten, deren verschiedene Varietäten in Form, Größe etc. der Laubblätter u. s. w. voneinander sich wesentlich unterscheiden, an trockenen, sonnigen und warmen Standorten sog. heliophile Blätter oder Sonnenblätter, an mehr feuchten, schattigen und kalten Lokalitäten sog. heliophobe Blätter oder Schattenblätter zur Ausbildung gelangen, und daß die Ausbildung von xerophilen, kleinen, verkümmerten, schmalen, derbhäutigen und dickfleischigen, oft dicht und steif behaarten und am Rande eingerollten Blätter bloß an mehr trockenen und sonnigen Lokalitäten erfolgt, da an durch größere Feuchtigkeit des Bodens und der Luft ausgezeichneten schattigen Standorten und Lagen diese Pflanzen größere, weichere, nicht- oder nur weichbehaarte Blätter ohne Stachel- und Dornenbildung, Profil- und Steilstellung und ohne andere xerophile Anpassungen, welche hauptsächlich durch den Einfluß von sehr trockenem Klima (Wüstenklima und ähnlichem) hervorgerufen werden, sich entwickeln.

An verschiedenen Arten einer und derselben Gattung kommen stets den Vegetationsverhältnissen etc. entsprechende Blattformen zur Ausbildung, welchen das Licht, die Wärme, die physikalische und chemische Natur des Bodens etc. ihren Stempel aufdrückt, so daß man nach der mehr xerophilen oder hygrophilen, helio-, skio- und ombrophilen etc. Prägung der Assimilations- und Transpirationsorgane die

Wirkung bestimmter klimatischer und edaphischer Faktoren oft leicht erkennen, und auf den mehr oder weniger dem Zutritt des Lichtes günstigen, trockenen oder feuchten Standort der untersuchten Pflanze schließen kann.

Wie bei den Dickblättern und den mit sukkulenten Kaulomen versehenen Saft- und Fettpflanzen neben der Reduktion der transpirierenden Oberfläche noch mannigfaltige Trockenschutzvorrichtungen sich ausgebildet haben, so auch bei den Sklerophyllen und Sklerokaulen, zu welchen die in sehr trockenen und heißen Gegenden verbreiteten Pflanzenarten, mit persistenten oder subpersistenten, immergrünen, derbhäutigen, oft beiderseits oder nur einerseits stark glänzenden Blättern gehören, an welchen die starke Epidermisverdickung den meist fehlenden Haarschutz ersetzt.

In beiden Gruppen dieser wasserarmen Xerophyten kommen Formen vor, deren Laubblätter infolge lang anhaltender Trockenperiode stark reduziert oder zu Dornen umgebildet sind, neben sog. Aphyllen, bei welchen der blattlose Stamm oder die blattartigen Sprossen (Phyllocladien) die Funktion der Blätter übernommen haben.

Ähnliche Blattformen oder blattlose Axen wie bei den fast oder ganz blattlosen Xerophyten entwickelten sich auch an den aphyllen oder mit schuppenförmigen verkümmerten, oft scheidenartigen und meist chlorophyllosen Blättern der Parasiten in Folge der parasitischen Lebensweise.

Zu den bei den Xerophyten häufig verbreiteten und meist scharf ausgeprägten Schutzmitteln der Laubblätter gegen übermäßige kutikulare und stomatäre Transpiration gehören auch die Haarbildungen, resp. die mehr oder weniger dichte Bekleidung der Blattfläche mit einer Haardecke (Woll-, Filz-, Stern- oder Schildhaarbedeckung).

Dann die periodisch sich wiederholenden Bewegungen der Nutations- und Variationsblätter, die dauernde Profilstellung der Blattspreiten, dauernde vertikale Stellung der Blätter und blattartiger Sprosse, Zusammenlegen, Zusammenklappen, Zusammenfalten oder Einrollung der Siphonogamen- und Asiphonogamen-Laubblätter längs der Mittelrippe, Einwärtskrümmungen und spiralige etc. Einrollungen der Pteridophyten-Blätter (Wedel), die schraubigen und ähnlichen Blattspreitendrehungen u. s. w. zahlreicher Monokotylenblätter etc.

Weiter dient gegen die direkte Einwirkung der Sonnenstrahlen nicht bloß die Schmalheit etc. der nadelförmigen und ähnlichen Blätter, sondern auch die periodische Verkleinerung der verdunstenden Oberfläche durch Laubfall zu Beginn der Trocken- oder Kälteperiode, dann die Ausbildung von Furchen, Falten, Gruben, Grübchen, Rinnen und ähnlichen an der Ober- und Unterseite der mit eingesenkten oder in Nervenmaschen und in windstillen, mit Wasserdampf erfüllten Räumen oder unter einer dichten Haardecke liegenden oder in den Vorhöfen mit Haarbüscheln bekleideten Spaltöffnungen versehenen, im Querschnitt oft zickzackartig gebogenen, verschiedenartig gekrümmten, gefalteten oder gekräuselten Blatt-

spreiten, stark hervorspringende Nervatur auf der Blattunterseite, Schließbewegungen der Schließzellen und ähnliches.

Wie den soeben genannten Schutzmitteln, so kommt auch den verschiedenen ein- oder mehrzelligen, einfachen oder mannigfaltig verzweigten, farblosen oder verschieden gefärbten Haarbildungen der Laubblätter oft eine oder mehrere biologische Funktionen zu.

So dient z. B. die dichte filzige, seidige, wollige und ähnliche Bekleidung mit Stern-, Schuppen- oder Wollhaaren und anderen Haarbildungen, welche bei den nicht succulenten Xerophyten auf mehrfache Art zur Ausbildung gelangen, bei den meisten Succulenten aber meist nur schwach oder gar nicht entwickelt sind, sehr häufig als ein wichtiges Schutzmittel zur Herabsetzung und Einschränkung der Verdunstung und gegen Wärmeverluste oder sie besitzt in gewissen Fällen auch eine wasserfesthaltende und wasserleitende Funktion oder dient in dritter Linie auch als Schutzmittel gegen nachteilige Temperaturschwankungen und zum Schutze vor Benetzung der oft in Furchen, Winkeln etc. versteckten, auf verschiedene Art überwölbten und durch mannigfaltige Vorrichtungen gegen Benetzung durch Regen und Tau geschützten Spaltöffnungen, sowie gegen die Gefahr der Zerstörung des Chlorophylls durch intensive Beleuchtung etc.

So fungieren z. B. die nach rückwärts gestellten steifen und rauhen Haare, die mit Kieselsäure stark imprägnierten Stachelborsten und Stachelhaare wie die Borsten-, Polster- und Weichhaare, dann die ein- und mehrzelligen Winkelhaare, die gefärbten und ungefärbten haarartigen Spreuschuppen, Spreuhaare und ähnliche teils als ein mechanisches Schutzmittel gegen Tierfraß, teils zur Regulierung der Transpiration und nicht selten auch bei der Wasserversorgung.

In den mannigfaltigen Einrichtungen der Laubblätter zur Regulierung der Transpiration, zum Schutz gegen intensive Beleuchtung und hohe Wärmegrade etc. gesellen sich bei zahlreichen Pflanzenarten zu den im Vorhergehenden aufgezählten Trockenschutzmitteln noch verschiedene Vorrichtungen gegen Wind, Regen, Hagelschlag, Tau, Kälte u. s. w., die oft miteinander kombiniert auftreten und von welchen die kompliziertesten bei den Xero- und Halophyten entwickelt sind.

So sind die Blätter der durch fixe Lichtlage, Schräg-, Steil- oder Kantenstellung, Zweifarbigkeit oder Anthokyanfärbung der assimilierenden und transpirierenden Blattoberfläche etc. ausgezeichneten Pflanzenarten nicht selten auch durch die häufig in größerer Menge erfolgende Secretion ätherischer Öle, dann durch Schleim- und Harzbildungen, extranuptiale Nektarien, Kalk-, Kiesel- oder Salzkrusten und Ausscheidungen von hygroskopischen Salzgemischen, Ausfüllung der Epidermiszellen und anderer Blattzellen mit wasseranziehenden und Wasser langsam abgebenden Substanzen (Celluloseschleim, Gerbstoffe und vielleicht auch Milchsaft etc.) ebenso gut ausgerüstet wie die mit Raphiden, Kieselkörpern, Kristalldrusen, Sphäriten, Cystoliten u. s. w. versehenen Blätter und die öfters

auch durch Konzentration von Salz- und ähnlichen Lösungen, giftige, im Zellsafte der chlorophyllhaltigen und anderen Zellen des Mesophylls enthaltene Substanzen und andere chemozoophobe Schutzmittel gegen Tierfraß etc. geschützten Laubblätter.

Doch darf hier der Umstand nicht übergangen werden, daß die biologische (zoophobe) Bedeutung der soeben genannten mannigfaltigen chemischen Schutzmittel der Laubblätter öfters von mehr oder weniger problematischer Natur ist, vor allem da, wo es durch Versuche gelang nachzuweisen, daß diese Schutzmittel (auch Glykoside, Fermente, Alkaloide, Gerbstoffsäuren, Balsame, Kampfer, Ölkörper, Brennhaarsäfte u. s. w.) oft ganz wirkungslos sind, da die Laubblätter zahlreicher Pflanzen trotz ihrer chemozoophoben Schutzmittel nicht selten doch der Gefräßigkeit der Tiere zum Opfer fallen.

Was die ein- oder mehrzelligen Sekretionsorgane der Laubblätter und die besonderen, zur schnellen Aufnahme des atmosphärischen Wassers seitens der Laubblätter dienenden Mittel betrifft, so sei hier bloß bemerkt, daß die wasseraufsaugenden Haare (auch Schuppen und schildförmige Haare), die wasseraufnehmenden und -abgebenden, unter dem Niveau der Epidermis liegenden und auf verschiedene Art geschützten Drüsen (Salzdrüsen), nicht minder auch die zur Aufnahme von Regen und Tau angepaßten Zellen der Blattepidermis sowie die zum Wasseraufsammeln dienenden Blattfalten und kleinen Säckchen, dann die mit Wasserspalten versehenen und zur Wasseraufnahme dienenden Hydathoden größtenteils nur solche Pflanzen besitzen, welche sehr trockene Standorte in heißen Klimagebieten bewohnen.

Die mannigfaltigen Schleimsekrete und Harzabsonderungen in den Interzellularräumen der Laubblätter, welche wie die schizogenen oder lysigenen und die schizolysigenen Drüsenräume und Sekretbehälter (Öldrüsen, Schleim-, Gummi- und Harzgänge, Aloë-Harzbehälter etc.) und die verschiedenen sezernierenden Trichome (Drüsenhaare, Drüsenschuppen, Schild- und Sterndrüsen u. s. w.) oft ganze Sippen und Familien (mit wenigen Ausnahmen) charakterisieren, dienen teils als Schutzmittel gegen übermäßige Verdunstung, teils als Wasserreservoire, teils auch als chemozoophobe Schutzmittel der Blätter.

Vor Benetzung der Spaltöffnungen durch Regen, Tau etc. sind die Laubblätter zahlreicher xerophilen Pflanzen durch abwischbare, leichte Wachsüberzüge und wachsartige bläulich oder weißlich und ähnlich gefärbte Ausscheidungen geschützt oder sie verdanken ihre geringe Durchlässigkeit (Impermeabilität) für Wasser hauptsächlich der Imprägnation ihrer Kutikularzellen mit wachs-, fett- und harzartigen Stoffen (wo diese fehlt, z. B. bei den Wasserblättern etc., verdunstet das Wasser meist rasch).

Doch kann auch dieses Schutzmittel wie die von Köpfchenhaaren und anderen drüsentragenden Haargebilden etc. ausgeschiedenen firnisartigen Überzüge der an der Oberfläche klebrigen Blätter noch eine andere biologische Funktion haben und auch als ein zoophobes Schutzmittel oder gegen die Pilzinvasion etc. dienen.

In Betreff der Kälteschutzmittel der Laubblätter möge hier bemerkt werden, daß zu den überwinternden Blättern neben dem biologischen Typus der winterharten Lederblätter auch die dichtgedrängten, in basalen Blattrosetten stehenden, beiderseits oder bloß an der Unterseite völlig filzigen und ähnliche Blätter, sowie die meisten durch Rotfärbung der Unterseite etc. markierten und einige besonderer, bloß bei niederen Temperaturen erfolgenden sog. psychroklinen und chionophoben Bewegungen fähigen Laubblätter gehören, welche die Winterkälte gut vertragen und vor dem Kältetod geschützt sind.

Gegen allzu intensives Sonnenlicht ist der Assimilationsfarbstoff der Blätter durch verschiedene, im Vorhergehenden erwähnte Schutzmittel, speziell aber durch die heliotropische (resp. die paraheliotropische und photometrische) Bewegungsfähigkeit und durch die Haarbekleidung, nicht minder auch durch Anthokyan etc. verursachte Rotfärbung der Laubblätter geschützt.

Die Rotfärbung der Knospenschuppen, junger Blätter und der völlig entwickelten und ausgewachsenen Laubblätter dient diesen Blättern etc. teils dadurch, daß der rote Farbstoff (Anthokyan, Erythrophyll) einen Teil des Lichtes (des Sonnenlichtes) und der von der Erdoberfläche ausgehenden Wärmestrahlen zurückhält, teils auch als Schreckfarbe, ähnlich wie die dunkle (rotbraune, dunkelbraune bis schwarze) Punktierung etc. der meist krautartigen Laubblätter, zum Schutze dieser Organe vor pflanzenfressenden Tieren und ähnliches; meist fungiert jedoch die Rotfärbung etc. dieser Teile dazu, durch die in ihnen enthaltenen Farbstoffe die Sonnenstrahlen zu absorbieren und die Transpiration zu regulieren.

Während der durch die als Strahlenfänge fungierenden konischen Papillen der Oberhaut an den meist zarten, durch Sammetglanz der Oberseite ausgezeichneten sog. Sammetblättern in hohem Grade geförderte Sammetglanz der Blattoberseite hauptsächlich zur raschen Trockenlegung der beregneten Blattspreiten ähnlich wie die Hängelage oder die sog. Träufelspitze der Regenblätter, sowie zur Ausnutzung der schief zur Blattfläche einfallenden Lichtstrahlen dient, erschweren die gelb, weiß- oder grünlichgelb, silberweiß, olivenbraun und ähnlich gefärbten Flecken, Streifen etc. der hellfleckigen, scheckigen, gesprenkelten, gestreiften, öfters auch gelbe Pigmente (Xanthophyll u. a.) enthaltenden Blätter die Absorbtion der Lichtstrahlen und das Ausstrahlen der Wärme und setzen somit die Assimilationsgröße der Blätter herab und besitzen außerdem auch die Bedeutung der Schutzfarben, resp. der Schreck- oder Schutzmittel und der adversen zoophoben Anpassungen.

Wie die Rotfärbung der Laubblätter, so ist auch die Hellfleckigkeit etc. oft zu einem durch Vererbung fixierten Charakter bestimmter Varietäten und Arten geworden, obwohl diese Eigenschaften oft nur eine pathologische Erscheinung sein können und mit der Transpiration und photosynthetischen Assimilation nicht im direkten Zusammenhange stehen, da z. B. die Etiolierung, wie bekannt, auch durch mechanische Verletzungen, niedrige Temperaturen, Wassermangel u. s. w., hervorgerufen werden kann.

Während die auf einer oder auf beiden Seiten der Blattspreite der Schattenblätter durch Anthokyan und ähnliches hervorgerufene Rotfärbung wie an den überwinternden Blättern, Keimblättern, Wasserblättern etc. meist als ein Schutzmittel des unter den rotgefärbten Epidermiszellen liegenden Protoplasmas und Chlorophylls gegen Witterungseinflüsse und als ein die chemischen Strahlen des Sonnenlichtes absorbierender Lichtschirm dient, sind die von der normalen grünen Farbe abweichenden Färbungen der Blattspreite, deren Längs- und Querstreifung, Panaschierung, Punktierung etc., wo sie nicht konstant auftreten, oft bloß von einer geringen biologischen Bedeutung und gehören mehr zu den pathologischen Charakteren der chlorotischen, etiolierten und anderen Blätter mit geringerer Resistenzfähigkeit gegen Licht-, Wärme- und ähnlichen Veränderungen.

Außer den im Dienste der Transpirationsregulierung stehenden nyktitropischen, photometrischen und ähnlichen Bewegungen der Laubblätter, führen diese Assimilationsorgane bei einigen Pflanzenarten noch besondere ombro-, chiono-, zoo-, myrmeko- und anemophobe Krümmungen aus, durch welche sie sich gegen Regen, Schnee, pflanzenfressende Tiere, Winde etc. schützen.

Die höchst entwickelten Schutzeinrichtungen gegen intensive Beleuchtung, Benetzung durch Regenwasser oder Tau, zur Regulierung des Lichtgenusses und der Transpiration etc. der Blattspreiten, ihre Profil- oder Steilstellung, das Zusammenklappen, Zusammenrollen, Zusammenschlagen etc. der Blätter, die Auffaltung oder Umrollung der Blattränder oder Blatthälften, dann die mannigfaltigen Schutzmittel gegen Tierfraß oder die zur Anlockung von Tieren und zum Tierfange dienenden Vorrichtungen u. s. w. sind hauptsächlich an solchen Arten entwickelt, welche die ältesten feuchtarmen oder sehr trockenen tropischen, subtropischen und die wärmeren temperierten Florengebiete bewohnen.

Es mögen hier auch die mit Hydathoden versehenen Laubblätter kurz erwähnt werden, deren Wassertropfen ausscheidende (oder aufsaugende) Epidermiszellen, Drüsenflecke, Wasserporen etc. den Schweißdrüsen der Tiere ähnlich funktionieren und unter Umständen auch als Salz- oder Kalkdrüsen dienen, bei einigen Parasiten jedoch auch zuckerhaltige Blutungssäfte aus der Wirtspflanze in die mit Hydathoden versehenen Organe des Parasiten einströmen zu lassen imstande sind.

Aus diesen Hydathoden dürften auf Progressionswege auch die extranuptialen Nektarien der myrmokophilen Blätter und die Digestionsdrüsen der carni- und insektivoren Laubblätter sich entwickelt haben.

Einfachere Trockenschutzmittel und Vorrichtungen zur Förderung der Wasserströmung, für eine unbehinderte Transpiration oder zur Beschränkung der zu weit gehenden Verdunstung, gegen Benetzung durch Regen und Tau, sowie verschiedene mechanische und chemische Schutzmittel gegen pflanzenschädliche Tiere etc. haben sich meist an den in Mittel- und Nordeuropa oder in arktischen und solchen Gebieten verbreiteten Arten entwickelt, in

welchen die ursprüngliche Flora sich nicht erhalten hat (bloß Relicte aus der Eiszeit) und das Klima und andere Verhältnisse weniger einseitig sind, z. B. in den Tropenländern mit zahlreichen, höchst organisierte Laubblätter besitzenden Tropengewächsen.

Aus der im nachfolgenden (zweiten) Teile enthaltenen Übersicht der bisher bekannten wichtigsten biologischen Laubblätter-Typen der Wasser-, Sumpf- und Landpflanzen ist zu ersehen, daß den biologischen Charakteren (Lebenseigenschaften) der Pflanzen entsprechende Blattypen sowohl bei den Wasserpflanzen wie auch bei den Landpflanzen sich entwickelt haben und zwar andere bei den dem Regen und andere bei den dem Winde mehr ausgesetzten, andere wieder bei den xerophytischen und andere bei den hygrophytischen Tropen-, Polar- und Alpenpflanzen.

Zweiter Teil.

Spezielles und Übersicht der biologischen Haupttypen (Klassen) und Subtypen der Laubblätter.

a) Submerse oder schwimmende und an das Wasserluftleben angepasste Blätter der Wasser- und Sumpfpflanzen.

An den Wasser- und Sumpfpflanzen (Hydro- und Helophyten) sind an den im Wasser untergetauchten oder schwimmenden Teilen die Blattspreiten oft in zahlreiche haarfeine Zipfel geteilt oder durch gitterartige Durchbrechungen ausgezeichnet. Die mit dem Wasser in Berührung stehende Oberfläche der Blätter ist in dem Maße vergrößert, in welchem der Luftzutritt zu den tiefer im Wasser untergetauchten Blättern abnimmt und die Außenwände der Epidermis sind so zart, daß die Blätter an der Luft schnell vertrocknen.

1. Strömungsblätter (*Vallisneria*-Typus).

Die in tieferen strömenden Gewässern verbreiteten mono- und dikotylen Wasserpflanzen haben meist der *Vallisneria spiralis* ähnliche untergetauchte, flutende flache (seltener zylindrische), lang ausgezogene und grasähnliche Bandblätter, mit ungeteilter haar-, riemen-, bandförmiger und ähnlicher, am Rande oft zusammengefalteter, gezähnter oder gekräuselter, zarthäutiger, sitzender oder gestielter Spreite mit oder ohne Kutikula, Haarbildungen und Spaltöffnungen.

Diese mit echten zentral gelagerten Gefäßen im subepidermalen Gewebe, öfters auch mit Sekretzellen mit braunem gerbstoffhaltigen Inhalte im Blattparenchym und in der Epidermis charakterisierte Form der Wasserblätter wird, da sie nicht durch Reduktion von

höher entwickelten Typen entstanden ist, als ein durch hydrophile Anpassungen ausgezeichneter, ursprünglicher, einfacher biologischer Blattypus angesehen.

2. Stehwasserblätter (*Aponogeton- [Ouviranda-]* und *Myriophyllum*-Typus).

In diesen Typus gehören teils mono- teils dikotyle Wasser- und Sumpfpflanzen mit fein in zahlreiche haardünne Zipfel zerteilten, gefiederten, haarförmig zerschlitzten, fensterartig[1]) oder gitterförmig durchlöcherten und ähnlichen untergetauchten Wasserblättern, an welchen die meist haarfeinen, schmallinealischen Zipfel und Abschnitte von einem einzigen im Blattparenchym eingebetteten Leitbündel durchzogen und voneinander so entfernt sind, daß die zarte grüne Blattsubstanz in möglichst großer Oberflächenentwickelung dem Einflusse des diffusen Lichtes, der Berührung mit Wasser etc. ausgesetzt ist und eine leichte Aufnahme von Nährstoffen und Beschleunigung des Gaswechsels erfolgt.

3. Schwimmblätter (*Nymphaea-*, *Pistia-* und *Pontederia*-Typus).

Die meist von langen Stielen getragenen, oft riesig großen (bis 3 m im Durchmesser bei *Victoria regia)*, durch ihre außerordentliche Schwimmfähigkeit, eigenartigen, ihrer Funktion entsprechenden Bau ausgezeichneten Schwimmblätter des *Nymphaea*-Typus unterscheiden sich von den submersen Stehwasser- und Strömungsblättern meist schon durch ihre flache mehr oder weniger kreisrunde (schild-, scheiben-, herz-, ei-, nierenförmige und ähnliche) Form der einfachen, ungeteilten, nur selten eingeschnittenen oder ausgerandeten, meist festen und derbhäutigen, oberseits mit bereifter oder fetthaltiger Kutikula versehenen, glatten und mehr oder weniger stark glänzenden, nicht oder schwer benetzbaren, mit zahlreichen Spaltöffnungen versehenen Blattspreiten, welche an der meist spaltöffnungsfreien, oft deutlich gerippten und durch Anthokyan dunkelrot gefärbten Unterseite mit gegen Austrocknung, Stoffverlust durch Diffusion, vor Tierfraß etc. schützenden Schleimüberzügen versehen sind.

Als ein zweiter Typus (*Pistia*-Typus) der Schwimmblätter sind die an der Wasseroberfläche schwimmenden oder mit ihrer Spreite aus dem Wasser hervorragenden, sitzenden Blätter von *Pistia stratiotes* und ähnlichen anzusehen, welche in ihrem unteren, mehr oder weniger angeschwollenen Teile viel schwammiges Luftgewebe (Aërenchym) enthalten und als polsterartig aufgetriebene, die ganze Pflanze stets oder bei einigen *Utricularia*-Arten bloß während der Blütezeit an der Wasseroberfläche schwimmend erhaltende Schwimmorgane dienen.

---

[1]) Ähnliche fensterartige Durchlöcherung der Luftblätter kommt bei einigen Aroideen *(Monstera, Rhectophyllum)* vor.

Infolge von Wasseraustrocknung und unter anderen Umständen, welche die Entwickelung der Schwimmblasen unmöglich oder überflüssig machen, unterbleibt jedoch bei den Pistien, ähnlich wie an sterilen Utricularien etc. die Ausbildung der luftblasenartigen Schwimmorgane der Laubblätter.

Einen dritten Typus (*Pontederia*-Typus) der Schwimmblätter bilden die mit blasenförmigen, viel Aërenchym enthaltenden Laubblätter-Auftreibungen versehenen Blattstiele einiger *Pontederia*-Arten, deren als Schwimmorgane fungierenden Blätter ähnlich wie bei *Trapa natans* und anderen Wasserpflanzen, mit ihrem in einem Teile blasenartig etc. aufgetriebenen, von vielem Luftgewebe wie gepolsterten Blattstielen der flachen, rundlichen, rautenförmig-viereckigen und ähnlichen Blattspreite ihre Assimilations- und Transpirations-Arbeit leichter machen und auch die Anfgabe haben, die Gleichgewichtsstellung der Pflanze im Wasser zu sichern.

4. Binsenblätter (*Isoëtes*-Typus).

Zu dem durch *Isoëtes lacustris* und andere im Wasser lebende (nicht terrestrische) *Isoëtes*-Arten repräsentierten Typus von binsenförmigen, im Wasser untergetauchten Blättern gehören meist langgezogene, faden- oder röhrenförmige, stielrunde Laubblätter mit geringer Transpirationsfläche, welche oft von großen Luftkanälen durchzogen sind und den sog. Röhrenblättern habituell (auch funktionell) ähnlich sich verhalten.

Wie in diesem Typus, so gibt es auch in den drei vorhergehenden Typen der Wasserblätter neben der Hauptform noch Nebenformen, welche in Betreff der Form, Größe etc. der Blätter, der Lage und Zahl deren Spaltöffnungen u. s. w. voneinander sich wesentlich unterscheiden und meist auch durch Übergangsformen miteinander verbunden sind.

Die besonderen, zum Tierfange angepaßten Formen der Wasserblätter einiger karni- und insektivoren Wasser- und Sumpfpflanzen (*Aldrovandia-, Utricularia*-Arten und ähnlicher) werden im Nachfolgenden unter den Typen der zoophilen Blätter mit angeführt.

b) Überschwemmungsblätter und Sumpfblätter der an amphibische (subterrestre) Lebensweise angepassten Sumpf- und Landpflanzen.

5. *Lysimachia- (Naumburgia-)* Typus der Überschwemmungsblätter.

Zu diesem Typus gehören gegen Nässe geschützte, Spaltöffnungen tragende, in den Zellen des Schwammparenchyms (nicht in den Oberhautzellen) Chlorophyll enthaltende Luftblätter, die sich der submersen Lebensweise leicht anpassen können, indem ihre Kutikula sich zu einem zarten Häutchen umbildet.

Diese meist zartgebauten Blätter verändern infolge von Wasserstandsänderungen etc. nicht selten schon in der ersten Generation

ihre Form und Größe, die Länge des Blattstieles, die Zahl der Spaltöffnungen etc., und an ihnen sind nur selten auch besondere Anpassungen an Wind, Regen oder an die Tierwelt ausgebildet. Sie kommen zumeist an einigen ± sumpfige und überschwemmte Orte bewohnenden Arten der Landpflanzen vor, deren Stengel und Blätter bloß zeitweise mit fließendem oder später auch stehendem Wasser inundiert wird.

6. *Arum*- und *Caltha*-Typus der Sumpfblätter.

Zu diesen zwei Typen gehören die meisten in Moor- und Rohrsümpfen, Torfbrüchen, sumpfigen Waldboden etc. lebenden Pflanzen, mit breiten, flachen, oft sehr großen und breiten, geteilten oder ungeteilten, rundlichen bis länglichen, kurz- oder langgestielten, oberseits meist leicht benetzbaren, krautigen bis derbhäutigen und mehr oder weniger stark kutikularisierten Laubblättern, deren meist dunkelgrün gefärbte, oft weiß- oder gelbfleckige, buntscheckige oder gestreifte, durchsichtig punktierte und ähnliche an hohe Feuchtigkeitsgrade der Luft gut angepaßte Blattspreiten durch Übergangsformen, mit dem nachfolgenden Typus der normalen Schattenblätter, sowie mit dem vorhergehenden Typus der Überschwemmungsblätter verbunden sind.

Die Blätter der meisten Sumpfpflanzen, welche in der Regel ihre Spaltöffnungen des Nachts zu schließen imstande sind, zeigen sonst mit Ausnahme der xerophilen Helophyten ein besonderes Bedürfnis nach einem Schutz gegen übermäßige Verdunstung und intensive Beleuchtung.

Wie an einigen Wasserpflanzen, so sind auch bei mehr variabelen Arten der Sumpfpflanzen verschiedene Standortsvarietäten zur Entwicklung gelangt, welche bald durch mehr xerophile, bald wieder mehr hygrophile Struktur (Anpassungen) der Laubblätter voneinander sich unterscheiden. So besitzen die in dunstgesättigter Atmosphäre wachsenden Sumpfpflanzen, um leichter transpirieren zu können, in der Regel eine große, saftige, viel Chlorophyll enthaltende, flache Assimilations- und Transpirationsfläche, während bei den xerophilen Sumpfpflanzen die dorsiventralen Blätter nicht selten am Rande zurückgerollt, runzelig, auf beiden Seiten oder bloß unterseits dicht behaart und mit einigen anderen Trockenschutzeinrichtungen versehen sind.

c) An schattige, kühle und feuchte Standorte angepasste Blätter der Landpflanzen.

7. *Paris*-, *Viola*- und *Canna*-Typus der normalen Schattenblätter.

Normal ausgebildete, bifaziale Schattenblätter sind an zahlreichen, sehr feuchte, andauernd schattige und kühle Lokalitäten aller Regionen bewohnenden Bodenkräutern, Stauden, Sträuchern, schattenliebenden Zwergbäumen, Saftpflanzen und ähnlichen entwickelt.

Die meisten mono- und dikotylen Schattenpflanzen sind in feuchten tropischen, subtropischen und antarktischen Regenwäldern, Urwäldern, Laub wechselnden Tropo- und Mesophytenwäldern, im Schattengebüsch oder Untergehölz, Schluchten etc. verbreitet und ihre skio- und hygrophilen Blätter verändern öfters auch an nicht beschatteten (mehr oder weniger sonnigen) Stellen ihre durch größere Luftfeuchtigkeit etc. bedingte Schattenstruktur nicht oder nur in geringem Grade.

Die für lebhafte Verdunstung und mittlere Temperaturen, jedoch nicht für Trockenheit und Kälte angepaßten, meist zarten und weichen, mehr weniger großen und breiten, leicht benetzbaren (ombrophoben), chlorophyllreichen und intensiv grünen oder weiß-, gelb- und ähnlich gestreiften, gefleckten, punktierten etc., öfters buntscheckigen und unterseits durch Anthokyan purpurrot und ähnlich gefärbten Blattspreiten der lang- oder kurzgestielten dorsiventralen Schattenblätter sind auch durch ihre horizontale oder schiefe, bei den Lianenblättern und ähnlichen meist fast vertikale Lage ausgezeichnet.

Ihr biegsames, meist nur schwach entwickeltes Palisadenparenchym und mächtig entwickeltes, lockeres, weitmaschiges, schwammiges, zahlreiche Lücken und Hohlgänge enthaltendes (lacunöses) homogenes Schwammparenchym, mit weniger stark entwickelten Atemhöhlen und Interzellularräumen bei dem *Paris*- und *Viola*-Typus als bei dem *Arum*-Typus enthaltenden Blattspreiten, sind meist mit schwach verdickten und wenig kutinisierten Epidermiszellen, welche öfters auch Chloroplasten, die in der Epidermis der Sonnenblätter fehlen, enthalten, dann mit ungeschützten, wie bei den Xerophyten tiefliegenden Spaltöffnungen und stark verdickter Kutikula an der Außenwand der Oberhautzellen versehen, und führen in der Regel keine aktiven Bewegungen aus (sind anyktitropisch). Wassergewebe, Wachsüberzüge, Einrollung, Reduktion der Blattflächen und ähnliche Trockenschutzvorrichtungen fehlen an ombrophoben Pflanzen, oder kommen ausnahmsweise in geringem Grade entwickelt in solchen Zonen vor, wo längere regenlose Perioden auftreten, z. B. an einigen cannaartigen Schattenblättern, welche bei greller Beleuchtung und trockener Luft nicht selten eine schwache Einrollung der Blattspreiten nach innen oder eine konvexe Hervorwölbung der Spreitenoberseite ausführen.

Neben den normal gebauten, sehr zartrandigen Schattenblättern treten im schattigen Gebüsch der Waldränder etc. auch verschiedene Übergangsformen von diesen zu den mehr steifen, stark kutikularisierten, oft fast lederartigen, obovatlanzettlichen, myrsineartigen Blätter, seltener zu den nicht Schatten (schwache Beleuchtung, unbewegliche Atmosphäre, geringe Temperaturschwankungen etc.) liebenden xero- und heliophilen Blattformen auf.

Als besondere Formen der Schattenblätter sind die von Warming zum *Circaea*-, *Trachelium*-, *Glechoma*- und *Nummularia*-Typus gestellten skiophilen Blätter anzusehen. Ähnliches gilt auch von den schildförmigen, zartrandigen Laubblättern einiger am Boden kriechender Schattenpflanzen (Hydrocotyle-Subtypus) und von

zahlreichen windenden, kletternden und schlingenden Pflanzen mit Lianenblättern.

8. *Ipomoea*- und *Tropaeolum*-Typus der Lianenblätter.

Die verschiedenen runden und langen Formen der Lianenblätter sind durch ihre herabhängende, schräg nach unten gestellte oder fast vertikale Lage und mehr oder weniger lange Spitze (Vorläuferspitze, welche später auch als Träufelspitze dient), ihre Nervatur und ihre Blattstiele, deren Länge mit der Breite der rundlichen, herz-, pfeil-, nieren-, eiförmigen, triangulärer oder lanzettlichen von den langen, elastischen Stielen abstehender Blattspreiten (resp. deren Basis) stets in Korrelation steht, charakterisiert.

Neben den zum *Ipomoea*-Typus gehörigen Lianenblättern mit fingerartig von der Stielinsertion in der Einbuchtung des Blattunterrandes entspringenden Hauptadern und einer ± langen Spitze der hell-, dunkel- bis schwärzlichgrünen, nicht selten mit reliefartigen oder buckeligen Erhabenheiten gezierten Blattspreiten ist noch eine zweite, den *Tropaeolum*-Typus bildende peltirte Form der Lianenblätter von biologischem Standpunkte hochinteressant.

Diese mit langen, gegen Berührung reizbaren Blattstielen versehenen tropaeolenartigen Blätter sind durch ihre zentrale Blattstielinsertion und die vom Zentrum bis zum Rande der Blattspreite verlaufende strahlenartige Nervatur charakterisiert und den epiphytischen Pteridophyten mit schildförmigen Blättern *(Trichomanes peltata, Gymnogramme reniformis* und ähnlichen), sowie den auf feuchtem Boden kriechenden *Hydrocotyle*-Arten und ähnlichen durch ihre Schildblattform ähnlich.

Von den morphologisch ähnlichen echten Schattenblättern unterscheiden sich die Laubblätter der Schling- und Kletterpflanzen durch ihre gelenkartigen Anschwellungen (Gelenkpolster) an den Blattstielen, ± lange Träufelspitze, ± dichte Behaarung, ± dicke oft lederartige Blattspreite, extranuptialen Nektarien, Wachsüberzüge, durchsichtige Punktierung (kleine Öldrüsen) etc.

Sie gehören zu den biologisch merkwürdigen Blatttypen, welche gegen intensive Beleuchtung, Wind, Regen, schädliche Tiere durch verschiedene miteinander kombinierte Schutzmittel geschützt sind, und die auch länger andauernde Trockenheit und Winterperiode (z. B. *Hedera*) gut vertragen können.

9. *Trientalis*- und *Myrsine*-Typus der am Grunde keilförmigen Blätter.

Die an der Basis keilförmig verschmälerten, verkehrt eiförmigen, spatelförmigen oder obovat-lanzettlichen Blätter sind bei echten Schattenpflanzen zart *(Trientalis*-Typus) und fast oder ganz wagerecht, bei den mit persistenten, mehr oder weniger lederartigen bis derbhäutigen Blättern versehenen Pflanzen (*Myrsine*-Typus) meist schief aufwärts, seltener fast horizontal gerichtet, sitzend oder kurzgestielt, an der Spitze abgerundet oder herzförmig und so ge-

stellt, daß auch bei dichter Blattstellung das vertikal einfallende Licht zu den tiefer liegenden Blättern vordringen kann, was für die auf schattigem Waldboden wachsenden Zwergpflanzen (*Trientalis europaea, Circeaster agrestis, Argostemma verticillatum* u. a.), dann bei den im Schatten der Hochwälder wachsenden Sträuchern und Zwergbäumen, sowie am Untergehölz der tropischen Urwälder, nicht minder auch an den mit basalen oder apicalen Blattrosetten versehenen Pflanzen von hoher biologischer Bedeutung ist.

10. *Bellis*- und *Taraxacum*-Typus der basalen Rosettenblätter.

Für die mit grundständigen Blattrosetten versehenen Pflanzen, an welchen die an der Basis keilförmig verschmälerten Blätter häufig entwickelt sind, ist diese besondere phyllobiologische Form von hoher biologischer Bedeutung, da sie auch dort, wo die keilförmigen, dem Boden ± angeschmiegten Blätter dicht gehäuft sind, wie beim *Bellis*- und *Taraxacum*-Typus die für den Lichtgenuß und geringe Beschattung, gegen Kälte- und Schneedruckwirkungen etc. die am meisten vorteilhafte Blattstellung bildet, was auch bei den meisten, mit fingerförmig geteilten und am Grunde mit keilförmig verschmälerten und ähnlichen Blattabschnitten oder Blatteilen versehenen, apicale Blattrosetten tragenden baum- oder strauchartigen Pflanzen der Fall ist.

An allen Pflanzen mit am Grunde keilförmig verschmälerten Blättern dienen die oft von einer Hauptrinne am Blattstiele und am Medianus durchzogenen Blätter auch zur zentripetalen Ableitung des Regenwassers der atmosphärischen Niederschläge und ihre Stellung und Form ist die für die Assimilation und andere biologische Funktionen der Blätter die vorteilhafteste, indem die oft dicht nebeneinander stehenden Blätter untereinander in ihrer Arbeit nicht beeinträchtigt oder verhindert, sondern gefährdet werden.

11. *Dichorisandra*-, *Costus*- und *Bomarea*-Typus der resupinierten Blätter.

Zu diesem Typus gehören monokotyle, schattenliebende Pflanzen, deren völlig entwickelte, teils lange, bandförmige, teils eiförmige bis herzförmige Blätter infolge einer Blattstiel-Torsion resupinierte, mit der Unterseite nach oben und der Oberseite nach unten gewendete Spreiten haben (*Bomarea*-Typus) oder deren ungestielte Blätter sich schon frühzeitig so drehen, daß sie das schwache Oberlicht ohne jede Beschränkung auffangen können (*Costus*-Typus), oder deren meist asymmetrische Blattspreiten durch nötige Torsionen in die Horizontalebene eingestellt werden (*Dichorisandra*-Typus).

Die Drehung oder Torsion dieser ursprünglich in Profilstellung befindlichen und so gegen starke Insolation und Verdunstung gut geschützten Blätter erfolgt infolge von Veränderungen der äußeren Verhältnisse auch an vielen zarten und breitblätterigen Gräsern mit verkehrt orientierten Blättern, dann an zahlreichen Amaryllidaceen und Liliaceen und ähnlichen.

12. *Pulmonaria*-Typus der hell- (weiß- oder gelb- und ähnlich) fleckigen oder gestreiften etc. und

13. *Cyclamen*-Typus der an der Unterseite, seltener an beiden Seiten purpurrot und ähnlich gefärbten Blätter, dann

14. *Begonia*- und *Anoectochilus*-Typus der buntgefärbten, sammet-, schmelz- oder schillerblätterigen Blätter.

Zum *Pulmonaria*-Typus der weiß-, gelb- und ähnlich hellgefleckten, gestreiften, panaschierten, marmorierten oder gesprenkelten und ähnlichen Laubblätter gehören alle Pflanzen, deren Weiß- oder Goldfleckigkeit etc. der Laubblätter mit der Assimilation und Transpiration und nicht, wie bei den unterseits purpurrot gefärbten Blättern des *Cyclamen*-Typus, hauptsächlich mit der Ausnutzung der Wärmestrahlen des Erdbodens in Beziehung steht.

Da durch die mehr oder weniger starke Verkümmerung der Chlorophyllkörper und ähnlicher Organe in den zum *Pulmonaria*-Typus gehörigen hellfleckigen und ähnlichen Blättern die Wärmeleitung erschwert und die Ausnutzung der von oben kommenden, durch das Chlorophyll etc. modifizierten Sonnenstrahlen bezweckt wird, so steht diese Schutzvorrichtung mit der in erster Reihe als Wärmevorrichtung (wärmespeichernd) fungierenden Rotfärbung der Blattfläche nur selten in Korrelation.

Zu den interessantesten Formen des vielgestaltigen biologischen Typus der Schattenblätter gehören die buntgefärbten und die durch Sammet- oder Metallglanz auf ihrer Oberseite ausgezeichneten und meist auch durch Erythrophyll (Anthokyan) auf der Unterseite (seltener auf beiden Seiten) gefärbten Blätter, welche, durch extreme Buntheit ausgezeichneten, oft feurig und blumenblattartig gefärbten und sammetartig oder metallisch (silberweiß, goldgelb, kupferrot und ähnlich) glänzenden Laubblätter in meinen phyllobiologischen Arbeiten als der *Begonia*-Typus der Sammetblätter und der *Anoectochilus*-Typus der buntgefärbten, gold- oder silberaderigen, sammet-, schmelz- oder schillerblätterigen Schattenblätter angeführt sind.

Während die zum *Begonia*- und *Anoectochilus*-Typus gehörigen Blätter nur an einer verhältnismäßig geringen Anzahl von tropischen und subtropischen Schattenpflanzen zur Ausbildung gelangten, sind die zum *Pulmonaria*- und *Cyclamen*-Typus gehörigen Schattenblätter auch in wärmeren, temperierten und kälteren gemäßigten Zonen der Alten und Neuen Welt häufiger verbreitet, und zwar nicht bloß in einer hygro- und skiophilen, sondern auch in einer mehr helio- und xerophilen Form.

Besondere Beachtung verdienen diejenigen Schattenblätter der vorhergenannten Typen, welche mit kombinierten Schutzeinrichtungen, deren Zusammenwirken hier nicht näher erörtert werden kann, versehen sind. (Mehr darüber siehe in des Verfassers „Phyllobiologie“ und in den Nachträgen zu diesem Werke.)

d) An den Regen angepasste Laubblätter.

15. *Ficus*-Typus der träufelspitzigen Regenblätter.

Die zum *Ficus*-Typus gehörigen, mit gut ausgebildeten, ± langen, oft schwanz- oder säbelförmigen, wasserableitenden Spitze (Träufelspitze) versehenen Laubblätter charakterisieren zahlreiche mehrjährige Pflanzenarten der regenreichen Gebiete, vor allem viele in immergrünen Regenwäldern Ostindiens, Südamerikas, Afrikas, Madagaskars etc. verbreitete Tropenpflanzen, mit persistenten, lederartigen, oberseits kahlen und oft ± stark glänzenden Blättern.

Wie die zum *Begonia*-Typus der Sammetblätter gehörigen Laubblätter durch den Sammetglanz der als Licht- oder Strahlenfänge wirkenden kegelförmigen Papillen der Blattoberseite vor den schädlichen Wirkungen des die Verdunstung hemmenden Regenwassers sich schützen, so dient auch die Träufelspitze, hängende Lage, Zerschlitzung und Durchlöcherung der Blattspreite, verschiedene Randbildungen und Bewegungen der Blätter zur raschen Trockenlegung der beregneten, vom heftigen Gewitterregen etc. benetzten, Luftblätter zahlreicher, zur Mesophytenvegetation gehörigen, meist in hohem Grade ombrophoben Pflanzen.

16. *Mangifera*-Typus der Hängeblätter.

Einen besonderen Typus der Regenblätter bilden die in tropischen und subtropischen, sehr feuchten Gebieten, Regenwäldern etc. ziemlich häufig verbreiteten, zum *Mangifera*-Typus gehörigen Hängeblätter, deren oft verschieden der Länge nach gefalteten, zerteilten etc. Blattspreiten meist schlaff, bogenförmig und ähnlich dauernd herabhängen und durch ihre schiefe bis senkrechte Abwärtsstellung etc. das Regenwasser meist in der Längsrichtung der Spreiten und der oft rinnenförmigen Blattstiele schnell abzuleiten vermögen.

Während die Abwärtskrümmungen der noch jungen Blätter und blattragenden Zweige nicht bloß als Schutzmittel gegen Regen, sondern auch gegen allzu intensive Beleuchtung, vor Tierfraß, Ameisen etc. dienen, hat die Herabkrümmung der völlig entwickelten Blätter, welche durch stärkeres Wachstum der Blattstieloberseite vermittelt wird, bei *Mangifera indica*, *Meryta Sensftiana* und ähnlichen speziell eine biologische Bedeutung als ein Regenschutzmittel.

Hingegen kommt der erst zur Fruchtzeit zustande kommenden Deflexion der ihre volle Differenzierung erlangten Laubblätter bei einigen *Galium*-Arten etc. eine karpobiologische Bedeutung zu, während die zur Blütezeit resp. vor der Befruchtung der Blüten erfolgende Herabkrümmung der Laubblätter einiger Pflanzenarten, wo sie noch mit Ausbildung von Schutzfarben und ähnlichen kombiniert ist, die Bedeutung eines anthobiologischen, zur Abschreckung unberufener Gäste, Ameisen und ähnlicher dienenden Schutzmittel besitzt.

Die soeben erwähnten ombro-, zoo- oder myrmekophoben Herabkrümmungen der Laubblätter, welche bloß einige wenige Arten charakterisieren, an andern naheverwandten Spezies derselben

Gattung jedoch fehlen, sind zu den individuell erworbenen Anpassungen zu rechnen und gut von den nicht aktiv (nur passiv) erfolgenden Blattkrümmungen zu unterscheiden, so z. B. von der Herabkrümmung der längere Zeit einer größeren Trockenheit, Insolation, Hitze etc. ausgesetzten jungen Blätter, dann der alten und absterbenden Laubblätter in gipfelständigen Blattrosetten etc. und der mit langen, oft halbkreisförmig herabgekrümmten Blattstielen versehenen alten, nicht abfallenden, sondern langsam verwelkenden und zerfallenden Blätter, sowie von den Abwärtskrümmungen der Blattstiele, durch welche den jungen nachwachsenden Blättern Platz gemacht wird u. s. w.

Doch ist die biologische Funktion der vor, während oder nach der Anthese erfolgenden Herabkrümmung der blattartigen Brakteen, Deck-, Hüll- und Kelchblätter, wie das Zurückschlagen der Laubblätter, welche später wieder in die normale Lichtlage zu kommen suchen etc., zur Zeit nur wenig bekannt und erfordert noch weitere experimentelle Untersuchungen.

e) **An den Wind angepasste Blätter.**

17. *Populus*- und *Chamaerops*-Typus der Zitterblätter.

Die durch die Espe *(Populus tremula)* repräsentierte Form der durch eine Zitterbewegung charakterisierten Windblätter *(Populus*-Typus) unterscheidet sich von den durch eine vibrierende Bewegung ausgezeichneten Palmen-Fächerblättern (*Chamaerops*-Typus) und ähnlichen hauptsächlich dadurch, daß die langstieligen und breitspreitigen Laubblätter der mit Zitterblättern versehenen *Populus*-Arten und ähnlicher an elastischen, seitlich komprimierten, leicht beweglichen Blattstielen befestigt und nicht selten auch mit einem knorpeligen Blattrande und einer meist nur kurzen Träufelspitze versehen sind, während die vibrierenden Fächerblätterbewegungen verschiedener chamaeropsartiger Palmenarten meist durch die der Länge nach tief gefalteten und zerteilten Blattspreiten vermittelt werden.

Die nur einer leichten oscillierenden Bewegung fähigen Blätter der meisten nicht derbblätterigen Laubpflanzen sind gegenüber den mit echten Zitterblättern versehenen Arten in Betreff der Transpirationsgröße relativ im Nachteil, da durch die Zitterbewegung eine Förderung der Verdunstung und Begünstigung der Nährsalzzufuhr zu den Blättern vermittelt wird.

Von anderen Windblattformen der Dikotylen und Pteridophyten mögen hier noch

18. *Aesculus*- und *Fraxinus*-Typus der Schaukelblätter,

19. *Seseli*-, *Bombax*- und *Cyathea*-Typus der verteilten, gefiederten, gefingerten und ähnlichen Windblätter (Fiederblätter und ähnliche), dann der

20. *Salix*-Typus der schmalblättrigen Windblätter (Schmalblätter)

angeführt werden.

Während bei den meisten dikotylen Pflanzen und Farnkräutern mit normal ausgebildeten Windblättern neben besonderen Anpassungen an starke Lufterschütterungen noch verschiedene, den Standortsverhältnissen entsprechende Anpassungen und Schutzmittel gegen intensive Beleuchtung, starke Verdunstung, vor Regen etc. zur Ausbildung gelangten, sind die Windblätter der Monokotylen und Gymnospermen, was die morphologische und biologische Ausbildung, Biegsamkeit der Blattspreite und der Blattstiele etc. betrifft, meist einfacher (weniger kompliziert) gebaut.

Von Monokotylen-Windblattformen seien hier beispielsweise der

21. *Narcissus*-Typus der Schraubenblätter,

22. *Allium*-, *Juncus*- und *Crocus*-Typus der Röhrenblätter,

23. *Phragmites*-Typus der Windfahnenblätter und

24. *Calamagrostis*- und *Xantorrhoea*-Typus der Bogenblätter

angeführt.

f) **An xerophile Lebensweise angepasste Blätter.**

25. Palmen- und Cycadeen-Typus der Lederblätter und Windblätter.

Im Gegensatze zu den sommergrünen, in Folge der klimatischen Verhältnisse, welche die Wasserökonomie der Pflanzen in erster Reihe bedingen, am Ende der Vegetationsperiode jährlich abfallenden Blättern stehen die immergrünen, lederartigen Blätter der sklerophyllen Pflanzen.

Während bei den meisten in gemäßigten Zonen verbreiteten Pflanzenarten die Zeit des sommerlichen Belaubtseins mit der Zeit des winterlichen Kahlstehens jährlich abwechselt (seltener verlieren diese Pflanzen ihre Blätter auch infolge von Frostwirkungen oder im Sommer infolge Sinkens des absoluten Lichtgenusses und unterliegen dann einer ganzen oder nur einer partiellen Entblätterung, wobei an einigen tropischen Bäumen zugleich mit dem Abwerfen der Blätter eine teilweise oder ganze Neubelaubung eintreten kann), besitzen die sog. immergrünen Pflanzen meist mehrere Jahre persistierende, ± steife, harte, dunkelgrüne, in der Regel schwer benetzbare Lederblätter, mit stark kutikularisierten Oberhautzellen und verschiedenen Schutzmitteln gegen Tierfraß, Invasion parasitischer Pilze etc.

Die zum Kollektivtypus der Lederblätter gehörigen mehrjährigen Blätter sind mit stark, an der ganzen Blattfläche gleichmäßig oder ungleichmäßig verdickten Epidermiszellen, dickwandigem Assimilationsparenchym, gutentwickeltem Palissadengewebe, engen Interzellularräumen und gut vor schädlicher Verdunstung und Benetzung mit Regenwasser geschützten Spaltöffnungen versehen.

Die Palmenblätter, welche hauptsächlich durch ihre Form, Größe, nicht verzweigte Nervatur, Wachsüberzüge an beiden oder bloß an einer Blattseite, Bestachelung und Behaarung auf Stiel und Spreite, ihren Ölgehalt etc. von anderen Formen der Lederblätter sich unterscheiden, zeigen auch verschiedene Übergangsformen von den derbhäutigen, persistenten, schwer welkenden, xerophilen Lederblättern zu den einjährigen, halblederigen oder membranösen und krautigen, mit dünnwandigen Oberhautzellen versehenen, ± hygrophilen und skiophilen Blattformen der Schattenpflanzen (*Morenia corallina* u. a.).

26. Koniferen-Typus der nadel- und schuppenförmigen Lederblätter und *Tumboa- (Welwitschia-)* Blattform.

Zu diesem polymorphen Typus gehören die nadel-, borsten- und schuppenförmigen Blätter der *Pinus-*, *Podocarpus-*, *Gingko-*, *Cupressus*-Arten und der *Tumboa Bainesii* = *Welwitschia mirabilis*, mit ihren zwei sehr (2 m) langen und (1 m) breiten, der Länge nach tief zerschlitzten (resp. in Riemen geteilten), ± stark wellig gebogenen und am absterbenden Ende eingerollten Blättern.

Neben den vorher genannten nadelförmigen, flachblättrigen, schuppenartigen und ähnlichen Formen der Gymnospermen und Gnetaceen sind zu diesem Typus auch die nadel- oder schuppenförmigen Blätter einiger Kryptogamen, vieler Mono- und Dikotylen zu rechnen, welche in ihrer Form und inneren Struktur, ihrer Starrheit, ihren durch die schmale oder breite Blattform etc. bedingten hohen oder niederen Lichtgenuß u. s. w. mit den Koniferen-Blattypen mehr oder weniger übereinstimmen.

27. *Myrtus-* und *Oleander*-Typus der normalen Lederblätter und

28. *Eucalyptus-* und *Lactuca*-Typus der Profilblätter.

Von den normalen Lederblättern der *Myrtus communis*, *Nerium-*, *Olea-*, *Laurus*-Arten und ähnlicher mit stark kutinisierten Epidermiszellen, eingesenkten Spaltöffnungen und verschiedenen anderen Schutzmitteln gegen übermäßige Verdunstung, Benetzung, niedrige Temperaturen, Tierfraß etc. unterscheiden sich die Blätter der meisten *Eucalyptus*-Arten, *Lactuca scariola* u. a. durch ihre kantenständigen Blätter, resp. die Profilstellung ihrer mit dem Rande zenitwärts gerichteten Blattspreite.

Die ganz oder annähernd vertikale Stellung oder photonastische Orientierung der zu den einfallenden Lichtstrahlen dauernd parallel gestellten Blattspreite der Profilblätter dient wie die ähnliche Stellung der sog. reitenden Blätter (*Iris*-Typus) hauptsächlich zum Schutze der Assimilations- und Transpirationsorgane gegen intensive Beleuchtung.

29. *Erica-, Cassiope-* und *Sesleria-* (Gräser-) Typus der Roll-, Klapp- und Faltenblätter.

Wie die zum pinoiden Typus der Lederblätter, so sind auch die zum ericoiden Blattypus gehörigen Pflanzenarten gegen die Gefahren einer übermäßigen Wasserentziehung durch besondere Schutzmittel versehen; außerdem sind die meist kurzen, steifen, oft lederartigen und wintergrünen, stets ungeteilten Blätter noch durch verschiedene Einrichtungen zum Schutze der Spaltöffnungen vor Benetzung mit Wasser und zur Förderung der Transpiration charakterisiert.

So wird an den meist länglichen, seltener elliptischen oder rundlichen, nach unten oder nach oben zurückgerollten und einwärts gegen die Mittelrippe herab- oder nach oben *(Cassiope, Passerina)* gekrümmten Rollblättern die Bahn für das Ausströmen des Wasserdampfes und der ausscheidenden Gase aus den Spaltöffnungen, welche in Längsfurchen oder verschließbaren Längsrinnen auf der meist dichter behaarten Blattseite liegen, durch besondere Einrichtungen freigehalten, um die Wasserdampfausströmung etc. zur Zeit des Wasserauftriebes möglichst unbehindert zu machen.

Unter Umständen sind die bei anhaltender Trockenheit völlig zusammengerollten, während der Regenperiode nicht oder zeitweise nur an den Rändern oder Lappen zurückgebogenen Rollblätter auch fähig, atmosphärisches Wasser direkt aufzunehmen und, wo sie eng und dicht zusammengedrängt stehen, auch das Regenwasser etc. einzufangen, einzusammeln und aufzubewahren, um sich auf diese Art gegen Vertrocknung zu schützen.

Die zum *Erica-* und *Cassiope*-Typus gehörigen, auf zeitweise nassen und zeitweise wieder sehr trockenen Lokalitäten verbreiteten Pflanzen sind an der unteren oder an der oberen Blattfläche (selten auf beiden Seiten) mit in Gruben, Furchen, Rillen etc. liegenden, auch außen mit einem dichten Filz verschiedener Haarbildungen geschützten Spaltöffnungen, nicht selten auch durch besondere Bewegungen der Schließzellen und ganzen Blätter gegen schädliche (zu starke) Verdunstung geschützt, während die an der Unterseite der Rollblätter einiger Pflanzenarten befindlichen, mit Saugvorrichtungen (scheibenförmigen Drüsen etc.) versehenen kleinen Grübchen, die sich bei Regenwetter mit Wasser füllen, wieder zur Wasseraufnahme dienen.

Bei zahlreichen Steppen, Dünen, trockene Felsen etc. bewohnenden Gramineen, Cyperaceen und ähnlichen zum *Sesleria*-Typus gehörenden Monokotylen sind die öfters oberseits mit Furchen etc. versehenen Blätter bei verschiedenen Arten mit ungleich ausgebildetem Einrollungsmechanismus ausgezeichnet und mehr oder weniger (meist ganz) zusammengerollt, zusammengefaltet oder infolge von Wassermangel der Länge nach zusammengeklappt.

Auch bei einigen Kompositen u. ä. gibt es bald grasartige, bald kahnförmige oder den stielrunden Hohlblättern ähnliche Roll- etc. Blätter.

Durch hochgradige Einrollungsfähigkeit sind auch die Laubblätter und Wedel zahlreicher an sehr trockenen Standorten wachsenden Pteridophyten, Lycopodiaceen, Bryophyten und Cycadaceen ausgezeichnet.

Wie die Einrollung der Laubblätter vorhergenannter Pflanzen, so dient auch die mittelst eines besonderen Schwellgewebes etc. zustande kommende periodische, regelmäßige oder unregelmäßige Zusammenfaltung, sowie die auch auf photogenem Wege (infolge länger anhaltender starker Insolation etc.) erfolgende Aufrichtung, dann das Zusammenklappen der sog. Klappblätter zahlreicher Pflanzen hauptsächlich zum Schutze der die Spaltöffnungen tragenden Blattseite, resp. zur Regulierung der Verdunstung.

30. *Hymenophyllum-*, *Stellaria-*, *Diplotaxis-*, *Reaumuria-*, *Saxifraga-* und *Rhododendron*-Typus der Taublätter.

Die durch ihren xerophilen Bau charakterisierten, zu sechs verschiedenen Typen gehörigen Taublätter sind durch besondere Einrichtungen zur Aufnahme und zum Ansammeln des atmosphärischen Wassers versehen, von welchen die einfachsten Formen bei den zum *Hymenophyllum*-Typus gehörigen, besonderer Wasserleitungsbahnen (Gefäßbündel) entbehrenden Blättern zahlreicher epiphytischen Laub- und Lebermoose und einiger tropischen und subtropischen Pteridophyten vorkommen, welche inbetreff auf ihren einfachen Bau ihrer Transpirations- und Assimilationsorgane den einschichtigen, nervenlosen Blättern einiger Wasserpflanzen am nächsten stehen.

Einen zweiten Typus (*Rhododendron*-Typus) der Taublätter bilden zahlreiche, mit kleinen, meist an der Blattunterseite wassersaugenden Grübchen oder vielen scheibenförmigen Drüsen versehene tropische, mediterrane und Gebirgspflanzen solcher Gebiete, wo es im Sommer nur spärlich oder gar nicht regnet und der Niederschlag zum großen Teile nur in Form von Tau sich zeigt. Die als Saugvorrichtungen fungierenden, mit scheibenförmigen Drüsen versehenen Grübchen der Blattunterseite und die epidermalen Hydathoden am oberen Ende der zapfen- und warzenförmig verdickten Blattspreiten-Randzähne sind meist etwas glänzend und zeitweilig auch klebrig. Sonst sind die zu diesem Typus gehörigen Taublätter vieler *Rhododendron-*, *Euphorbia-*, *Vaccinium-*, *Lotus*-Arten u. ä. oberseits meist glatt und kahl, oft jedoch mit besonderen Kutikularleisten zur Erhöhung der Biegungsfestigkeit versehen.

Als vier weitere Typen der Taublätter seien hier noch angeführt: der *Stellaria*-Typus der mit wasserleitenden Haarleisten versehenen Blätter, der *Diplotaxis*-Typus der an beiden Seiten, am Rande und am Blattstiele mit der Aufnahme von atmosphärischem Wasser dienenden, meist einzelligen Haarbildungen, der *Reaumuria*-Typus der besondere Saugvorrichtungen und stark hygroskopische Salzgemische absondernde, Epidermisdrüsen führenden Blätter und der den *Saxifraga*-Typus bildenden Blätter, welche meist mit dem

vorigen Typus ähnlichen Saugapparaten und Kalk absondernden Drüsen versehen sind.

Mit dem Kollektivtypus der Taublätter sind auch die sogenannten Verdunstungsblätter Jungners, dann die Laubblätter der Salz an der Blattoberfläche sezernierenden Mangrove-Pflanzen, sowie der in den Blattrandzähnen Saugzellen enthaltenden Resedaceen und verschiedenen anderen, meist Wüsten, Steppen, Felsen etc. bewohnenden halo- und xerophilen Pflanzen zu vereinigen.

31. *Salvia*-Typus der Runzelblätter.

Eine markante Form der xerophilen Blätter, welche den zwei letzten Typen (die Roll- und Taublätter) am nächsten steht, bilden die durch zahlreiche xerophile *Salvia*-Arten und ähnliche Labiaten repräsentierten, auf der Oberfläche beiderseits oder bloß einerseits mehr oder weniger stark runzeligen, mit netzadriger Nervatur und grubigen Vertiefungen in der Blattspreitenfläche versehenen, im Querschnitt zickzackartig gebogenen Blätter vieler an trockenen, der Sonne, dem Winde etc. stark exponierten Standorten, auf Felsen, Steppen, Wüsten, Prärien, Meeresküsten u. ä. verbreiteten dikotylen Pflanzenarten mit sogen. Runzelblättern.

Die Blattspreite der xerophilen Runzelblätter ist meist krautartig, dünnhäutig und sommergrün, nicht lederartig und immergrün wie bei den xerophilen persistenten Lederblättern und unterscheidet sich von anderen mit dünnrandigen Oberhautzellen versehenen einjährigen Blättern leicht durch ihre netzförmige Nervatur, nicht flache und glatte, sondern runzelige, stets mit blasenförmig aufgetriebenen und grubenförmig vertieften Feldern markierte Blattfläche, welche durch dichte Behaarung, drüsige (durchscheinende u. ä.) Punktierung und verschiedene andere Trockenschutzvorrichtungen gegen übermäßige Verdunstung ausgerüstet ist.

Bemerkenswert ist noch, daß die Runzelblätter oft mit dem Typus der Rollblätter und mit dem Typus der filzig-behaarten, drüsigen und klebrigen Blätter kombiniert sind und auch bei einigen skio- und hygrophilen Arten der Urticaceen, Begoniaceen, Melastomaceen, Gesneriaceen, Meliaceen u. ä. auftreten. Die Runzelung tritt jedoch wie die Einrollung, Faltung, Behaarung etc. nicht bloß an völlig entwickelten Blättern, sondern auch an jungen, in der Knospenlage befindlichen Laubblättern auf.

32. *Crassula*- und *Mesembrianthemum*-Typus der Dickblätter und *Androsace*-Typus der Speicherblätter.

Die zum *Crassula*- und *Mesembrianthemum*-Typus gehörigen Dickblätterformen, welche, was ihre xerophytische Lebensweise betrifft, an die bekannten Formen der Stammsukkulenten sich anschließen, sind meist stielrund, konisch oder drei- bis mehreckig, seltener nadel-, keil- oder spatelförmig oder ganz flach, sitzend oder kurzgestielt, mit mehrschichtiger, meist ganz kahler, seltener dichtbehaarter Epidermis, gewebeläufiger Nervatur und epidermalem oder in der Mitte der Blätter geborgenem, der Wasserspeicherung dienendem Wassergewebe, mit oder ohne Wachsüberzüge und

Anthokyanfärbung, mit grubenartigen Vertiefungen oder schlauch- und blasenförmigen Ausstülpungen an der Epidermis, wasserenthaltenden Zellen der Oberhaut, schleimigen Säften der meist wasserreichen, verschiedene Salzlösungen, harzige und gummiartige Stoffe enthaltenden Parenchymzellen etc.

Wie die chylokaulen Pflanzen mit dickfleischigen, als Wasserspeicher dienenden und assimilationsfähigen Sproßachsen, so sind auch die sukkulenten Blätter in der Regel kleine Reservoire für Wasser, welche durch verschiedene Trockenschutzvorrichtungen (auch durch Profilstellung) gegen die Gefahr des Austrocknens infolge intensiver Insolation etc., nicht selten auch vor Regen, Wind, niedrigen Temperaturen, Tierfraß etc. mehr oder weniger gut geschützt sind.

Während bei den Blattsukkulenten in den Dickblättern des *Crassula*- und *Mesembrianthemum*-Typus in erster Reihe Wasser als Reservestoff gespeichert wird, ist die spezielle biologische Funktion der zum *Androsace*-Typus gehörigen sogen. Speicherblätter nicht bloß die der normalen Luftblätter, Nährstoffe zu erzeugen, sondern diese auch als Reservestoffe aufzuspeichern. Solche zu mehr oder weniger angeschwollenen Reservestoffbehältern umgebildete Laubblätter oder Schuppen kommen z. B. an *Androsace sarmentosa, Pinguicula caudata* u. ä., dann an *Lathraea squamaria, Tozzia alpina* u. ä. vor.

g) An niedere Temperatur- und gleichmässige Feuchtigkeitsgrade der Luft und des Bodens angepasste Blätter.

33. Schneeblätter-Typus und keimblattartige Blätter der Hochgebirgspflanzen u. ä., dann chionophile, hemichionophile, chionochlore und psychrokline Blätter.

In Betreff der an die Winterkälte, Frost, Tauwetter etc. angepaßten Schneeblätter einiger alpinen und subalpinen Pflanzen, der sog. keimblattartigen Blätter vieler Hochgebirgspflanzen, dann der chionophilen, hemichionophilen, chionochloren und psychroklinen Blätter verweise ich hier auf die Original-Arbeiten Jungner's, Ludwig's, Thomas', Lidforss', Hannig's u. A., mit der Bemerkung, daß die Resistenzfähigkeit der nicht immergrünen Laubblätter gegen kurz oder länger andauernde niedere Temperaturen oder die sog. Kälteresistenz, nicht bloß an den von den vorhergenannten Forschern untersuchten Pflanzenarten, sondern auch an anderen, im Freien überwinternden Pflanzen mit vollkommen entwickelten, scheinbar äußerlich gegen Kälte, Schneedruck, Wärmeausstrahlung etc. geschützten, im Winter zuckerreichen und stärkearmen[1]) oder durch biologische Wasserarmut (xerophile Struktur) ausgezeichneten Blätter nachgewiesen werden kann.

[1]) Die bei andauernder Kälte in den Blattzellen erfolgende Umwandlung von Stärke in Zucker (Verzuckerung), die auch an wintergrünen, mit Lederblättern versehenen Hartlaubgewächsen nachgewiesen ist, soll nach Lidforss ein gutes (?) Schutzmittel der Landpflanzenblätter gegen den Kältetod sein.

b) Gegen Tierfrass, starke Verdunstung etc. durch äussere und innere Schutzmittel geschützte Blätter.

34. *Escallonia*-Typus der lackierten Blätter.

Die zum *Escallonia*-Typus der lackierten Blätter gehörigen Luftblätter sind durch besondere, Schleim und Harz sezernierenden, äußeren oder inneren Hautdrüsen (drüsige Oberhautzellen, epidermale Harzdrüsen etc.) oder durch auf der Blattoberfläche sitzende Drüsenhaare, Drüsenzotten, Schilddrüsen u. ä. charakterisiert und auf beiden oder bloß auf einer Seite von Gemengen von Schleim und Harz klebrig und lackiert, resp. mit einer meist zusammenhängenden, stark glänzenden, zuerst schleimigen, später öfters fast glasartigen Schleim- bez. Firnisdecke versehen und im trockenen Zustande meist durch ihre größere Brüchigkeit auffallend.

Die Schleim- und Firnisüberzüge (nicht Honig und Öl enthaltende Sekrete der Nektarien und Elaeoplasten) der zeitweise klebrigen und glänzend lackierten, drüsig gezähnten, zum *Escallonia*-Typus gehörigen Laubblätter dienen meist zum Schutze gegen übermäßige Transpiration und wie die klebrigen Internodien von Viscaria u. ä. oder die Wachsüberzüge der zum *Hoya*-Typus gehörigen Blätter auch gegen Tierfraß, seltener auch zur Aufnahme von Regen- und Tauwasser.

35. *Hoya*-Typus der unbenetzbaren Wachsblätter.

Der durch *Hoya carnosa* repräsentierte Typus der Wachsblätter ist durch die mehr oder weniger stark entwickelte, oft leicht abwischbare, weiß, grau, bläulich, gelblich, grau- oder bläulichweiß oder blaugrün gefärbte Bereifung der Blattfläche und durch Wachsverschluß der Spaltöffnungen, resp. durch für das Wasser undurchlässige, ± dicke Wachsüberzüge oder Wachskrusten und Wachsablagerungen oder mit einer, aus kleinen Warzen, stäbchenförmigen Fortsätzen etc. bestehenden Wachsschicht ausgezeichnet, welche wie durch spezielle Untersuchungen an einer größeren Anzahl von wachsblätterigen Pflanzenarten nachgewiesen wurde, als ein eminentes Schutzmittel gegen Benetzung der Spaltöffnungen durch Regen und Tau und zur Herabsetzung der kutikulären Verdunstung dient.

Außerdem fungieren die Wachsüberzüge etc. ähnlich wie der ± dichte Haarfilz, die aus dicht durcheinander geschlängelten Haaren bestehenden Haarpelze und Haarhüllen, die aus dachig, panzer- oder schirmartig sich deckenden Sternschuppen und ähnlichen Haarbildungen gebildeten Decken der zum *Gnaphalium*-Typus gehörigen, an beiden Seiten oder bloß an einer Seite dicht behaarten und der mit Schuppen bedeckten Luftblätter auch als ein ausgiebiges Schutzmittel gegen aufkriechende Tiere (Ameisen u. ä.), vor Pilzinvasion, Ansiedelung von epiphytischen Organismen etc.

36. *Gnaphalium-*, *Verbascum-*, *Elaeagnus- Rochea-*Typus der behaarten Blätter.

Die mit woll- oder seidenhaarigen, stern- und flockenhaarigen, spinnerartigen, sammtigen, zottigen, weiß-, grau- und ähnlich filzigen Behaarungen oder mit verschiedenen Deck- und Schildhaaren versehenen, dicht bepuderten, beiderseits oder bloß unterseits mit Spreu- oder Schuppenhaaren schülferigen, kleiigen und spreuigen, oft am Rande etc. mit langen, braunen, schwarz-, rot-, zimmt- oder gelbbraunen, blaß- oder weinrötlichen und ähnlichen Haaren gefranzten etc. Luftblätter sind gegen übermäßige Verdunstung, austrocknende Winde, direktes und intensives Sonnenlicht, Licht- und Temperaturwechsel, niedrige Temperaturen u. s. w. gut geschützt und kommen hauptsächlich an sehr trockenen, stark besonnten, dem Winde und der Austrocknung stark ausgesetzten Lokalitäten vor.

Im Gegensatz zu den zum *Verbascum*-Typus gehörigen, unbenetzbaren Blättern, welche mit zur Wasseraufnahme unfähige, mit Luft gefüllte, die Rolle von Sonnenschirmen, Lichtdämpfern und Transpirationsregulatoren übernehmende, wollige, filzige und ähnliche Deckhaarüberzüge und meist mit einer wachshaltigen Kutikula überzogene unbenetzbaare Haare tragen, stehen die zum *Stellaria*-Typus vereinigten benetzbaren Blätter (Taublätter), deren Wimper-, Stern-, Köpfchen- und ähnlichen Haare als wasseraufnehmende Organe fungieren.

Zu den mit wasseraufsaugenden Trichomen versehenen Laubblättern gehören meist solche Pflanzen, deren oberseits keine Spaltöffnungen tragenden Blätter meist nur auf der Oberseite benetzbar (auf der unteren, mit Spaltöffnungen versehenen Seite jedoch von Wasser nicht benetzbar) sind.

Von dem *Gnaphalium*-Typus der mit reicher, wolliger, filziger und ähnlicher Behaarung versehenen Blätter unterscheidet sich der *Elaeagnus*-Typus durch die weiß- und ähnlich gefärbte Schuppen-, Stern- und Schildbehaarung und der *Rochea*-Typus, bei welchem die fleischigen, völlig entwickelten Blätter durch dicht aneinander schließende, panzerartige, sehr harte, verkieselte, stark aufgetriebene Blasenhaare der Oberhautzellen vor übermäßiger Verdunstung, Wärmeausstrahlung, Tierfraß etc. gut geschützt sind.

Ähnliches gilt auch von den wasserführenden, einen fast glasigen (später zur Trockenzeit) mehligen Überzug bildenden blasenförmigen und ähnlichen Haaren zahlreicher Chenopodiaceen und ähnlicher Pflanzen.

Es möge hier noch bemerkt werden, daß die biologische Bedeutung der verschieden gefärbten Wimperbehaarung am Blattrande und an der Mittelrippe zahlreicher tropischer Pflanzen, dann die ungemein große Form-, Gestalt- und Farben-Mannigfaltigkeit der Deck-, Büschel-, Borsten-, Stachelhaare etc. der kurz- oder langhaarigen Bedeckungen der Blätter zur Zeit noch weniger bekannt ist als die Biologie der Drüsenhaare und ähnlicher Haarbildungen des *Silene*- und *Drosera*-Typus etc.

37. Nutations- und Variationsblätter.

Die verschiedenen Nutations- und Variationskrümmungen der unvollständig und völlig entwickelten Laubblätter werden in verschiedenen Gattungen etc. ungleichartig, jedoch stets so ausgeführt, daß die meist sommergrünen und sehr zart gebauten Blätter durch ihre Bewegungsfähigkeit vor äußeren Schädlichkeiten, vor allem vor intensiver Beleuchtung, Wind, Schnee, Kälte, Tieren (Ameisen und ähnlichen) gut geschützt sind und eine Schutzlage einnehmen, welche in der Regel der im Knospenzustande eingenommenen Lage entspricht oder mit ihr völlig übereinstimmt.

Man unterscheidet: 1) durch den Wechsel von Licht und Dunkelheit hervorgerufene, nyktitropische (nyktinastische) Bewegungen, 2) heliotropische (dia- und paraheliotropische Krümmungen, durch welche die Nutations- und Variationsblätter in eine bestimmte Lage zum Gange der Lichtstrahlen versetzt werden, 3) autonome (spontane), unabhängig von äußeren Reizen erfolgende Bewegungen, 4) besondere zum Schutze gegen Tiere (zoo- und myrmekophobe), 5) vor Regen (ombrophobe), 6) Wind (anemophobe), 7) Kälte (psychrokline)[1]) oder Schnee (chionophobe) erfolgende Bewegungen der durch oder ohne äußere Einwirkungen bewegungsfähigen Nutations- und Variationsblätter, deren Reiz- und Lichtperzeption, Reizleitungsgeschwindigkeit etc. meist sehr ungleich groß ist.

In Betreff der mannigfaltigen Schlafstellungstypen der nyktitropischen Nutations- und Variationsblätter sei hier bloß erwähnt, daß die verschiedenen Schlafstellungen der meist vertikal aufwärts oder abwärts mit ihrer Spreite gestellten Laubblätter der meisten auf offenen Plätzen verbreiteten nyktitropischen Pflanzen als eine Schutzeinrichtung gegen nächtliche Abkühlung (Ausstrahlung der Wärme) und vor nächtlicher Betauung, seltener (bei einigen tropischen Pflanzen) auch zur Förderung der Verdunstung der Blattspreiten dienen.

Mehr über die habituellen Unterschiede der verschiedenen Schlafstellungen der nyktitropischen Blätter, die stufenweise fortschreitende Progressionen der ursprünglich einfachen Typen in der Entwickelung der Blattgelenke (Gelenkspolster) und der mehr oder weniger komplizierten Schlaf- (Nacht-) Stellungen der einfachen Blätter mit zusammenklappenden Blatthälften und der zusammengesetzten Blätter mit des Nachts herabhängenden und sich zusammenlegenden Blättchen etc. ist in Darwins, Stahls, Kerners und des Verfassers phyllobiologischen Arbeiten nachzulesen.

Neben den einfachen Schlafbewegungen der Land- und Wasserblätterform von *Limnophila heterophylla* und *Myriophyllum proserpinacoides*, deren am Tage von der Sproßache abstehenden Blätter abends sich wieder erheben oder zusammenlegen und die Lage wie im Knospenzustand einnehmen, kommen bei einigen Hydropteriden und in verschiedenen mono- und dikotylen Familien bei zahlreichen Arten auch mehr oder weniger, bis sehr komplizierte Bewegungsformen vor.

---

[1]) Siehe z. B. Lidforß, Neue Beobachtungen über Psychroklinie. 1908.

So ist z. B. bei dem durch *Mimosa pudica* und ähnlichen repräsentierten *Mimosa*-Typus der Variationsblätter durch kombinierte Bewegungen der Blattstiele und Blättchen die Oberseite der in der Nachtstellung, infolge von mechanischen Erschütterungen etc. mit ihren Oberflächen sich paarweise deckenden Blättchen vor Wärmestrahlung, Regen, Tauansatz u. s. w. gut geschützt, und zwar verändern in der ersten biologischen Sektion des *Mimosa*-Typus, zu der einige *Mimosa-*, *Albizzia-* und *Pithecolobium*-Arten gehören, die Blattstiele der nyktitropischen Blätter ihre Stellung des Nachts (sie senken sich und nähern sich gegenseitig) und die Blättchen führen eine vollständige Schließbewegung aus.

In der zweiten biologischen Sektion des *Mimosa*-Typus besitzen jedoch die nyktitropischen Blätter bloß der Schlafbewegungen fähige Blättchen und unbewegliche Blattstiele.

In der dritten Gruppe (Sektion), zu welcher z. B. *Coronilla varia, Biserula pelicinus* u. a. gehören, bewegen sich die Blättchen nicht wie in der ersten Sektion gegen die Spitze, sondern nach der Basis des Blattstieles.

Ähnliches gilt auch vom *Robinia*-Typus der nyktitropischen Variationsblätter, welche in der ersten biologischen Gruppe in der Schlafstellung an den Stengel oder an den Blattstiel angedrückt werden, wobei nicht bloß die Blattspreite, sondern auch die Blattstiele (z. B. bei *Desmodium gyrans*) eine Schlafkrümmung ausführen.

In der zweiten Sektion dieses *Robinia*-Typus nähern sich die in der Nachtstellung senkrecht herabgekrümmten Blätter gegenseitig, bis sie sich mit ihren Rückenflächen decken.

In der dritten *Robinia*-Sektion erfolgt dann bloß eine Senkung der Blattspreite ohne (seltener mit) einer Zusammenschließung der Blatthälften längs der Mittelrippe.

Auch im *Theobroma-* oder *Sida*-Typus der einfacher Schlafbewegungen fähigen Blätter sind in einer Gruppe alle Pflanzenarten mit des Nachts sich herabkrümmenden Blattspreiten und in einer zweiten Gruppe diejenigen Spezies vereinigt, deren Laubblätter sich des Nachts erheben und wie die sich aufwärtskrümmenden Blattstiele den Stengel berühren oder ihm, resp. den sie tragenden Zweigen sich nähern.

Während bei dem *Pultaenea*-Typus wie im *Sida*-Typus bloß die einfachen Deckungsbewegungen der des Nachts sich schützenden Blätter erfolgen, führen die zum *Trifolium-*, *Adenanthera-*, *Phyllanthus-* und *Marsilea*-Typus gehörigen nyktitropischen Blätter, wenn sie in die Nachtstellung übergehen, noch besondere Torsionen aus.

Bei den meisten Pflanzen mit auffallend nyktitropischen und reizbaren Laubblättern werden die Schlaf- und Reizbewegungen durch besondere Bewegungsgelenke (Polster) vermittelt, welche den an den Lianenblättern der Schlingpflanzen und ähnlichen entwickelten gelenkartigen Anschwellungen morphologisch oft sehr ähnlich sind.

Bei den vom Verfasser zum *Dionaea*-Typus vereinigten, ± auffallende Bewegungen ausführenden Blättern fehlen jedoch

diese gelenkartigen Bildungen der Blattstiele und die Mechanik der Schlaf- und Reizbewegungen dieser, mit besonderen reizempfangenden Fühlborsten oder Fühlhaaren ausgezeichneten Blätter beruht auf anderen Prinzipien, als bei den meisten schlafenden und reizbaren Blättern mit oder ohne Gelenkpolster.

38. Myrmokophobe und zoophobe (mikrozoophobe) Blätter.

Die zum *Galium*-Typus gehörigen myrmokophoben Blätter (Laub- und Involucralblätter) sind besonderer, zum Schutze der Pflanze (der Blüten etc.) vor schädlichen Ameisen und ähnlichen Insekten dienenden Bewegungen fähig und stimmen so mit den besondere zoo- und myrmokophobe Krümmungen ausführenden Kelch-, Deck- und Hüllblättern (auch den Brakteen und Kronenblättern) überein.

Die myrmokophob herab- oder zurückgekrümmten, zum *Galium*-Typus vereinigten Blätter sind oft stachelspitzig und mit widerhakigen Borsten etc. versehen oder dicht behaart.

Einen besonderen Typus (*Dipsacus*-Typus) stellen weiter die zur Aufnahme des atmosphärischen Wassers versehenen, becken-, schild-, schalen-, schüssel-, trichterförmigen u. ä. Blätter dar, welche in ihren Blattvertiefungen (Blattscheiden etc.) Regen- oder Tauwasser ansammeln, in welchem sich oft Ameisen- u. ä. Leichname oder Reste und Zerfallprodukte verschiedener verwester kleiner Insekten u. ä. vorfinden.

Auch die sog. Urnenblätter, die zur Regenzeit mit Wasser gefüllt sind und nach Treub, Karsten, Haberlandt, Pearson u. A. wie die Schlauchblätter einiger *Dischidia*-Arten zur Regenwasseransammlung dienen und zum Tierverdauen und Absorption von Stickstoffverbindungen nicht organisiert sind, gehören hierher.

39. *Carduus*-Typus der Distelblätter mit sechs Subtypen.

Bei zahlreichen xerophilen Pflanzen sind die Blätter nicht bloß gegen eine weitgehende Transpiration, sondern auch vor Tierfraß auf mannigfaltige Art geschützt.

So sind die sommer- und immergrünen Blätter vor Raupen, Schnecken, Käfern, Weidetieren u. ä. bald durch dornige Zähne am Rande oder Blattzahnstachel (1. *Mahonia*-Typus), bald durch harte, stechende Blattspitzen (2. *Juncus*-Typus), bald durch dornig oder stachelig endigende Haupt- und Nebenstiele der gefiederten Blätter (3. *Astragalus*-Typus), bald durch an der Mittelrippe und den Seitennerven meist nur an der Unterseite, dann an den Haupt- und Nebenstielen sitzende, mehr oder weniger lange, gerade oder gekrümmte Stachel und dornartige Gebilde (4. *Caesalpinia*- und *Pandanus*-Typus) geschützt. Bald sind die Blätter durch zahlreiche, an den Blattabschnitten, Zipfeln, Lappen, am Stiel und Spreite etc. vorkommende, stachel- und borstenartige Bildungen, spitze Zähne, nadel- oder dornartige Auswüchse am Blattrande, an der Blattspitze, am Blattstiele etc. bewaffnet (5. *Carduus*-

Typus), bald mit widerhakigen Stacheln, ± langen und starken Dornen an der peitschenförmig endigenden Rhachis der Fiederblätter (6. *Rotang*-Typus) bewehrt.

Wie bei den Schattenblättern, Lederblättern u. ä., so gibt es auch bei den Distelblättern einfache oder mehrfach kombinierte Formen, der bewehrten, zoophoben Blätter, sowie Übergänge zum *Echium*-Typus der Rauhblätter oder *Bromelia*-Typus der Sägeblätter u. a.

Bemerkenswert sind noch die am Rande stachelspitzigen, schild- oder nierenförmigen u. ä. Luftblätter zahlreicher *Tropaeolum*-Arten und die unterseits mit Stacheln bewaffneten Wasserblätter einiger Nymphaeaceen.

Auch die zu Dornen metamorphosierten Blätter oder Blattteile, dann dornige Phyllocladien etc. kommen bei zahlreichen zoophoben, gegen Tierfraß geschützten oder bewehrten Pflanzen (Stachelpflanzen) vor.

40. *Carex*- und *Bromelia*-Typus der Sägeblätter.

Zum *Carex*-Typus gehören alle an der Oberfläche mit Kieselsäure imprägnierten, mehr oder weniger rauhen, steifen, scharfen und schneidigen Blätter, welche am Rande und am Stiele scharf gesägt, stachelig, rauh und mit kurzen Stacheln, Widerhäkchen, Kletter- oder Ankerhaaren u. ä. bewaffnet sind.

Den zweiten Typus (*Bromelia*-Typus) der zoophoben Sägeblätter bilden die am Rande und am Kiele mit scharfen, dornartigen Randzähnen bewehrten, bei vielen Arten mit merkwürdiger (gesetzmäßiger) Regelmäßigkeit am apikalen Teile meist vorwärts, am basalen Teile jedoch rückwärts u. ä. dorniggezähnten, an der Blattspitze oft in einen langen und starken Stachel oder Dorn auslaufenden Blätter.

41. *Echium*-Typus der Rauhblätter.

Zu diesem Typus der zoophoben Laubblätter gehören zahlreiche *Echium*-Arten und andere rauhblätterige Boraginaceen (Asperifoliaceen), Compositen, Dipsaceen und ähnliche, deren Blätter auf beiden Seiten gleich oder bloß auf einer Seite mit kurzen oder ± langen, derben, steifen, spitzigen, weiß, gelblich bis braun und ähnlich gefärbten Stachel-, Feil- oder Borstenhaaren (Stech- oder Feilborsten), Widerhäkchen und ähnlichen, rauhen Haarbildungen u. s. w. bedeckt sind, durch welche Behaarung sie ähnlich wie die mit Brennhaaren oder Brennborsten versehenen Brennblätter gegen Tierfraß etc. gut geschützt sind.

42. Brennblätter-Typus.

Der durch einige *Urtica*-Arten repräsentierte Typus der Brennblätter ist durch die mit spröden, durch Kieselsäure oder kohlensauren Kalk inkrustierten Wänden, brennenden (giftigen)

Säften und leicht abbrechbare Haarspitze versehenen Brennhaare oder Brennborsten, seltener auch durch Stachel- und Widerhakenhaare und ähnliche charakterisiert, welche die meist saftigen und zarten, einfachen oder geteilten, kurz- oder langgestielten Brennblätter, wie die in den Blattzellen enthaltenen Cystolithen etc., an ihrem, dem Angriffe pflanzenfressender Tiere stark ausgesetzten Standorten gut schützen.

Außerdem sind diese gegen Tierfraß mehr oder weniger geschützten Blätter auch mit verschiedenen Einrichtungen zur Regulierung der Verdunstung, gegen Wind, Regen etc. versehen.

43. *Colchicum*-Typus der giftigen (chemozoophoben) Blätter,

44. *Thymus*-Typus der ätherischen Öle,

45. *Laurus*-Typus der Schleimzellen etc. enthaltenden Blätter.

Zu den nicht durch äußere, mechanische, sondern durch innere, chemische Schutzmittel gegen die Angriffe verschiedener pflanzenfressenden Tiere geschützten Laubblättern gehören: 1. die durch *Colchicum*-Arten repräsentierten Blätter, welche giftig wirkende Stoffe (Alkaloide, Bitterstoffe) und ähnliche enthalten; 2. die mit ätherischen Ölen in den Ölzellen oder Öldrüsen des Parenchymgewebes versehenen Blätter, welche wie die *Thymus*-Blätter durch besonderen Geruch im trockenen Zustande etc. sich auszeichnen; 3. dann die mit Schleimzellen oder Schleimgängen, Harz und ähnliche Sekrete im Hautgewebe, Hypoderm oder Mesophyll enthaltenden Behältern etc. versehenen, an der ganzen Fläche der nur am Rande drüsig-punktierten Blätter der *Laurus*-Arten und ähnlicher.

46. *Hypericum*-Typus der (drüsig durchsichtig oder undurchsichtig) punktierten Blätter,

47. *Elatostema*-Typus der mit Cystolithen und ähnlichen Kristalldrusen versehenen Blätter,

48. *Euphorbia*-Typus der Milchsaft führenden, chemozoophoben Blätter.

Neben den in der oder im Parenchym etc. öl-, harz- oder schleimführende, schizogene oder lysigene Sekretbehälter etc. enthaltenden Laubblättern gehören zu den Typen der chemozoophoben Blätter auch die drüsig (durchsichtig oder undurchsichtig, schwarz u. a.) punktierten Laubblätter des *Hypericum*-Typus, dann die im subepidermalen Blattgewebe, im Mesophyll u. v. a. Cystolithen, Raphiden, Sphäriten, Doppelcystolithen, Kristallaggregate, Kristallsand, Kristalldrusen oder Kalziumoxalat- etc. Nadeln und ähnliches führenden Blätter des *Elatostema*-Typus sowie alle zum *Euphorbia*-Typus vereinigten Blätter, welche verzweigte oder unverzweigte Milchsaftröhren oder Milchzellen enthalten.

i) Myrmekophile, microzoophile und carnivore Blätter mit Subtypen der algo-, microzoo- und myrmekodomen oder myrmekobromen Blätter.

49. *Prunus*-Typus der Nektarblätter mit vier Subtypen.

Im Gegensatze zu den adversen Anpassungen der zoophoben Laubblätter stehen die verschiedenen konversen und symbiotischen Schutzeinrichtungen der mikrozoophilen (myrmekophilen und ähnlichen) und der insektivoren (karnivoren) Blätter zahlreicher Landpflanzen und einiger Hydrophyten.

Während die im Vorhergehenden angeführten zoophoben Typen durch verschiedene mechanische und chemisehe Schutzmittel vor Tierfraß ± gut geschützt sind, werden die Nektar absondernden, resp. mit besonderen extranuptialen, den Ameisen leicht zugänglichen Nektardrüsen, kleinen, süße Säfte absondernden Grübchen (Nektarien) auf der Blattunterseite, am Blattrande, Blattstiele oder an den Nebenblättern ausgestatteten Laubblätter fleißig von Ameisen und ähnlichen besucht, welche diese myrmekophilen Blätter gegen die nachteiligen Angriffe anderer Insekten etc. derartig zu schützen imstande sind, daß man in einigen tropischen und ähnlichen Ländern verschiedene mit Nektarblättern versehene nützliche Pflanzen künstlich unter dem Schutze der Ameisen kultiviert.

Zu diesem sehr polymorphen Typus der Nektarblätter gehören nachfolgende vier Hauptformen oder Subtypen: 1. *Croton*-Form der bloß am Blattstiele oder an der Basis der Blattspreite mit einem median liegenden oder zwei bis mehreren lateral liegenden, meist napfförmigen Nektarien versehenen Blättern; 2. *Chrysobalanus*-Form der meist nur an der Unterseite, seltener auch an der Oberseite mit zerstreuten oder bloß an den Nervenwinkeln an dem Mittelnerv liegenden extrafloralen Nektarien ausgestatteten Blättern; 3. normale *Prunus*-Form mit extranuptialen Nektarien auch am Blattrande der drüsig gezähnten, gekerbten oder gesägten Blätter; 4. *Cassia*-Form der bald nur am Grunde des Blattstieles bald nur zwischen den unteren Blattjochen der meist paarig (auch unpaarig) gefiederten Blätter mit meist paarigen, sitzenden oder kurzgestielten oder in grubigen Vertiefungen liegenden, warzen-, teller- oder schüsselförmigen Nektarien.

50. *Silene*-Typus der Schleim oder saure Sekrete u. ä. absondernden Drüsenblätter.

Zu diesem mehr zoophilen als zoophoben Typus der drüsenhaarigen *Silene*-Arten u. ä. gehören alle mit ein- oder mehrzelligen, birn-, becher-, herz-, ei-, kugel-, schild, kopf- etc. artigen apikalen klebrig-weichen Schleim oder sauere Exkrete absondernden Drüsen (Köpfchen- oder Drüsenhaaren und Drüsenzotten u. ä.) versehenen Blätter, welche dem *Escallonia*-Typus der lackierten Blätter am nächsten stehen, von den die Pflanzen besuchenden Insekten u. ä. jedoch teils aufgesucht, teils auch gemieden werden.

Während die Drüsenblätter des *Silene*-Typus zu den biversal, zoophil und zoophob angepaßten Laubblättern gehören, sind die lackierten Blätter des *Escallonia*-Typus nicht zur Anlockung, sondern zum Abschrecken schädlicher Insekten u. ä. nur advers zoophob angepaßt.

51. *Drosera-*, *Dionaea-*, *Pinguicula-*, *Utricularia-*, *Nepenthes-*, *Saracenia-* und *Primula*-Typus der insektenfangenden und meist auch carni- und insektivoren Blätter.

Den ersten Typus (*Drosera-*, *Dionaea-* und *Pinguicula*-Typus) der carni- und insektivoren, durch besondere Bewegungen ausgezeichneten, beim Tierfange sich zusammenschließenden (*Drosera*) oder zusammenklappenden (*Dionaea*), bei *Pinguicula* ein- und ausrollenden Blattspreiten der insektivoren Blätter bilden die zum Insektenfange etc höchstorganisierten sog. Carnivorophyten, deren Laubblätter durch besondere Schleim etc. absondernde, klebrige Drüsen, Lock- und Fühlhaare, Fühlerpapillen oder Fühlborsten und Fühltüpfel versehen sind und deren besondere Bewegungen ausführende Tentakeln, Wimpern u. ä. aus ihren Kopf- oder Digestionsdrüsen besondere, auch eiweißartige Substanzen verdauende Flüssigkeiten absondern.

Die zum Tierfange und Verdauen kleiner Tierchen dienenden kugel- oder eiförmigen u. ä. Schläuche der *Utricularia*-Wasserblätter, z. B. von *Utricularia Graffiana*, *U. minor* u. a., welche die zweite Form (*Utricularia*-Typus) der Carnivorophytenblätter bilden, sind so gebaut, daß den in den Schlauchblättern eingefangenen Tieren durch eine mit schleimabsondernden Haaren versehene Klappe an der Eingangsöffnung der Rückweg verschlossen ist, und daß die durch Verwesung der gefangenen Tiere entstandenen Produkte durch die als Saugorgan fungierenden Papillen an der Innenfläche der Schläuche aufgenommen werden können.

Als eine dritte Form sind die bloß insektenfangenden, aber nicht insektenfressenden oder carni- und insektivoren Blätter des *Nepenthes-* und *Sarracenia*-Typus anzusehen, zu welchem Typus die durch ihre kannen-, trichter-, urnen-, krug- oder blasenartigen, mit Drüsen und Borsten zum Tierfange ausgerüsteten Blattstiele oder Blattspreiten ausgezeichneten Blätter zahlreicher Sarraceniaceen, Nepenthaceen, Cephalotaceen und einiger Asclepiadaceen gehören.

Zuletzt möge hier der *Primula*-Typus der zum Tierfange angepaßten Blätter angeführt werden, mit der Bemerkung, daß die Drüsenhaare einiger *Primula*-Arten auch zum Tier-(Insekten-)Fange und zum Verdauen organischer Substanzen dienen, oder wie bei *Primula mollis*, *obconica* u. a. wenigstens giftige, hautreizende Sekrete (Hautgifte) absondern.

52. *Dipsacus-* und *Aechmea*-Typus der Becken- und Cisternenblätter, *Lathraea*-Typus der zoodomen Schuppenblätter.

Von mikrozoophilen Blättern, welche nicht mit zur Anlockung von Tieren, zum Tierfange und Tierverdauen sowie zur Absorption

von Stickstoffverbindungen, sondern lediglich zur Aufnahme des atmosphärischen Wassers dienenden Vorrichtungen versehen sind, mögen hier bloß der *Dipsacus*-Typus der becken- und schüsselartigen und ähnlichen Blätter, Blattscheiden, Brakteen etc., dann der *Aechmea*-Typus der krug-, zisternenartigen und ähnlichen Blattbildungen angeführt werden.

Auch die schuppenförmigen, mit besonderen, oft mit Schilddrüsen bedeckten Hohlräumen und Aussackungen zur Wasseraufnahme oder Tierbeherbergung versehenen, den *Lathraea*-Typus bildenden Blätter einiger halbschmarotzenden oder rein parasitischen Pflanzen verdienen hier einer kurzen Erwähnung.

53. *Myrmedone*-, *Scaphopetalum*- und *Cecropia*-Typus der myrmekodomen und myrmekobromen Blätter, dann *Azolla*- und *Pleurozia*-Form der zoodomen u. ä. Blätter.

Von hohem biologischen Interesse sind folgende myrmekophile Anpassungsformen[1]) der sogenannten Ameisenpflanzen (Myrmekophyten), welche teils zu den myrmekodomen, den Ameisen Wohnungen bietenden, teils zu den myrmekobromen, den Ameisen Nahrung liefernden oder zugleich myrmekodomen und myrmekobromen Pflanzen gehören.

1. *Myrmedone*- und *Scaphopetalum*-Typus der myrmekodomen, von Ameisen bewohnten Blätter, welche an der Blattspreite (Spreitenbasis), am Medianus und am Blattstiele oder an den Nebenblättern den Schutzameisen Wohnräume (merkwürdig eingerichtete Höhlungen etc.) bieten.

2. *Cecropia*-Typus der myrmekobromen, den Ameisen nahrhafte, eiweißhaltige, glas- oder perlenartige Zellgruppen (sog. Perldrüsen, Ameisenbrötchen, Müller'sche und Belt'sche Körperchen) liefernden Blätter, welche an der Rückseite ihrer Blattstielbasis etc. in einem eigentümlichen Gewebe die Ameisenbrötchen erzeugen.

Zu den zoodomen Blattypen der Kryptogamen gehört neben dem *Azolla*-Typus der unter den Bryophyten häufig verbreitete *Pleurozia*-Typus der schlauch- und sackartigen Blättchen, welche oft von kleinen Tierchen bewohnt sind und nicht selten auch zur Aufspeicherung des Regen- und Tauwassers dienen.

k) Bei den Epiphyten, Saprophyten und Parasiten entwickelte Blattformen.

Wie bekannt, besteht auch bei den an epiphytische, saprophytische und parasitische Lebensweise angepaßten Pflanzen ein kausaler Nexus zwischen der äußeren Form, der Struktur der Laubblätter und zwischen der auto- oder allotrophen Lebensweise der teils chlorophyllgrünen, teils chlorophyllfreien u. ä. frei aufrecht wachsenden oder kletternden, aërophytischen, seltener pilzförmigen und

[1]) Die Existenz und Nützlichkeit der Myrmekophilie bei den Pflanzen ist in neuerer Zeit durch Fiebrig's u. A. Untersuchungen fraglich geworden.

terrestristischen oder subterrestristischen, mit normal entwickelten oder nur mit kleinen schuppenförmigen Blättern versehenen, bis völlig blattlosen Epiphyten, Saprophyten und Parasiten (Proto-, Hemi-, Nest- und Zisternen-Epiphyten; Holo- und Hemi-Saprophyten; Holo- und Hemi-Parasiten).

Von den mannigfaltigen, durch ungleiche Lebensweise bedingten, besonderen Formen (Typen und Subtypen) der Epiphyten, Saprophyten und Parasiten seien hier beispielsweise bloß folgende erwähnt: die Becher-, Fang-, Haft-, Haken-, Löffel-, Mantel-, Muschel-, Nischen-, Schild-, Schlauch-, Schuppen-, Schüssel-, Urnen-, Wasser-, Zisternenblätter u. ä. der Epiphyten und Saprophyten; die schmutziggrün, gelblich u. ä. gefärbten, mit wohlentwickelter lederartiger Blattspreite versehenen Parasitenblätter des *Viscum*-Typus und die meist zu ± kleinen gelblichen, gelbgrünen, rötlichen, braunen, braungelben und ähnlich gefärbten, chlorophyllarmen oder chlorophyllfreien, oft mehr oder weniger fleischigen oder häutigen, ± aufwärts gerichteten oder dem Stamme angedrückten, nicht selten fast oder ganz spaltöffnungslosen, ± schmalen oder breiten, kahlen oder behaarten etc. Schuppen reduzierten Laubblätter des durch *Orobanche*-Arten repräsentierten Typus der Schmarotzer u. ä., endlich auch der durch *Monotropa*-Arten vertretene Typus der epi- und saprophytischen Schuppenblätter. (Auf die abnormalen, teratologischen u. ä. Blattformen der Epiphyten u. a. kann hier nicht näher eingegangen werden.)

Am Schlusse dieser kurzgefaßten Übersicht aller, dem Verf. näher bekannten, biologischen Haupttypen der normalen Laubblätter sei noch bemerkt, daß wie die Entwickelung der im Vorhergehenden angeführten biologischen Blattypen, so auch die Ausbildung der als Stützorgane fungierenden, meist senkrecht nach unten gerichteten, mit ihren Blattstielen dem Substrat fest anliegenden und auch im anatomischen Bau von den normalen, nach oben gerichteten Laubblättern sich unterscheidenden Blätter, sog. Stützblätter, einiger *Geranium*-, *Stellaria*-Arten u. ä., dann der verschiedenen Typen der Rankenblätter oder Blattranken, sowie der zu Dornen, Nektarien, Ranken etc. metamorphosierten, die Rolle der Wurzel, Stütz-, Schling-, Kletter-, Schutzorgane u. ä. übernehmenden Laubblätter, resp. deren Teile, der unter ungünstigen klimatischen u. a. Bedingungen zustande kommenden gehemmten und atavistischen Formen und Mißbildungen (Deformationen) der Blätter, der verschiedenen Domatien-, Cecidien-, Ascidien- und ähnlicher Bildungen und Anpassungen der Laubblätter an die sie bewohnenden Tierarten durch Bildung besonderer Taschen, Beutel, Tüten, Grübchen, sowie aller anderen mit aktiver Hypertrophie (resp. Hyperplasie) verbundenen Neubildungen etc. bloß auf Grund der Transmutationstheorie leicht erklärt werden kann.

Dritter Teil.

Übersicht der biologischen Typen der Keim- und Mittelblätter.

Was die Schutzeinrichtungen der jungen Laubblätter (Mittelblätter), der Keimblätter und der Blattknospen betrifft, so sei hier zunächst bemerkt, daß der Schutz der jungen, aus oberirdischen oder unterirdischen Knospen hervorgehenden Blätter (Mittelblätter) und der ersten Blätter der Keimpflanzen (der Keimblätter oder Kotyledonen) auf sehr mannigfaltige Art erfolgt.

Doch sind die verschiedenen Schutzmittel. resp. Anpassungen der Keimblätter und Mittelblätter an klimatische und edaphische Verhältnisse etc. meist einfacher und nie so hochgradig kombiniert ausgebildet, wie an den völlig ausgewachsenen Laubblättern der Siphonogamen.

Es lassen sich jedoch schon an den Keimblättern einiger Pflanzen wie an den jungen Mittelblättern primitive Vorrichtungen zum Schutze gegen übermäßige Verdunstung, intensive Insolation, hohe Wärme- und Kältegrade etc. nachweisen.

So bilden die laubähnlichen, ± breiten, saftigen oder trockenhäutigen, ± stark gerunzelten, gefalteten, eingerollten, herabgekrümmten, zusammengeklappten etc. Keimblätter, welche oft auch durch mannigfaltige Haarbildungen (Drüsen-, Deck-, Rauh-, Brennhaare etc.), Nutationen, resp. embryotropische Krümmungen, durch welche Bewegungen die Keimblätter sich selbst und die zwischen ihnen geborgenen Sproßblätter vor Wärmeverlust etc. schützen[1]), dann durch verschiedene Sekretionsbehälter, Kristallbildungen von oxalsaurem Kalk, wachs-, firnis- oder mehlartige Überzüge, Anthokyanbildung etc. charakterisiert sind, gewissermaßen die Vorstufen der einzelnen, im zweiten Teile dieses Werkchens beschriebenen, biologischen Typen der völlig entwickelten Laubblätter.

Am wenigsten sind an den Keimblättern und an jungen Laubblättern die verschiedenen Wind-, Regen- und die zoophoben und zoophilen Blattcharaktere entwickelt oder sie fehlen vollständig; außerdem kommt es an diesen Blättern, so lange sie jung sind, auch nie zu einer sehr schnellen und frühzeitigen Ausbildung der Rhaphiden wie in jungen Laubblättern vieler Monokotylen u. ä. und zu einer starken Kutikularisierung der Oberhaut, wie z. B. an vollkommen ausgewachsenen Blättern (Lederblättern).

Dafür treten aber an jungen Mittelblättern öfters folgende besondere Vorrichtungen auf: 1. die sogenannte Vorläuferspitze, welche bei den Monokotylen mit konvallariaartig eingerollten jungen Blättern oft die biologische Bedeutung eines Abschlußkörpers haben

[1]) Zu den embryotropischen Krümmungen gehören auch die verschiedenartigen Orientierungen der jüngsten Anlagen der Kotyledonen, resp. der Embryonen in allen Stadien ihrer Entwickelung.

(bei den meisten Pflanzenblättern mit ± gekrümmter und langer Vorläuferspitze dient diese Spitze später an völlig entwickelten Blättern auch als Träufelspitze oder als Wasserspeicherungsorgan); 2. die häutigen flügelartigen Verbreitungen und knorpeligen Verdickungen des Randes; 3. die ± langen, wimperartigen, weiß, rot, violett u. ä. gefärbten, oft Anthokyan enthaltenden Trichome und seidige, wollige u. ä., nicht gegen die Angriffe der Tiere dienende, meist bald vergehende Haarbekleidungen der jungen Blätter.

Was die stärkere Widerstandsfähigkeit der Mittelblätter gegen wiederholte stärkere Temperaturveränderungen, Verletzungen etc. betrifft, so sind diese Eigenschaften wie die merkwürdigen embryotropischen Krümmungen der Keimblätter etc. als latente, erbliche Anlagen zu erklären, welche bei verschiedenen Arten den veränderten Lebensverhältnissen entsprechend modifiziert werden.

Mehr über die erblichen spontanen (autonomen) embryotropischen Nutationen der Keimblätter, sowie über die verschiedenen biologischen Typen dieser Blätter etc. ist in Haberlandts, Lubbock's, Neubert's, Winkler's, des Verfassers u. a. Publikationen über die Schutzeinrichtungen in der Entwickelung der Keimpflanzen u. ä. nachzulesen.

In der „Phyllobiologie" des Verfassers und in den Nachträgen zu diesem Werke (1903) sind auch zahlreiche Beispiele und nähere Beschreibungen folgender zwölf biologischen Haupttypen der aus unter- und oberirdischen Knospen stammenden jungen Laubblätter enthalten.

1. *Aspidium*- und *Drosera*-Typus der an ihrer Spitze uhrfederartig (spiralig) eingerollten jungen Blätter; 2. *Convallaria*-Typus der tütenförmig zusammengerollten jungen Blätter; 3. *Palmen*-Typus der fächerig zusammengefalteten jungen Blätter; 4. *Peltiphyllum*-Typus der die Erdoberfläche nicht mit der Spitze, sondern mit dem konvexen, knie-, haken-, bogenförmig und ähnlich gekrümmten Endteile der jungen Blätter durchbrechenden Mittelblätter; 5. *Aralia*-Typus der aus oberirdischen Knospen sich entfaltenden, eine bogen- oder hakenförmige Herabkrümmung ausführenden jungen Blätter; 6. *Hydrophyllum*-Typus der aus unterirdischen Knospen mit herabgekrümmtem Gipfel der Blattspindel emporwachsenden jungen Blätter; 7. *Eranthis*- und *Podophyllum*-Typus der mit einer fast hornartigen, stark hervorgewölbten Blattstielspitze versehenen jungen Blätter, deren zurückgeschlagene und gefaltete Spreite sich nach und nach sonnenschirmartig öffnet; 8. *Asarum*-Typus der längs der Mittelrippe zusammengeklappten, ihre Oberseite deckenden jungen Blätter, welche mit ihrer kiel- oder keilförmigen, emporgerichteten Spitze die Erde durchbrechen; 9. *Prunus*-Typen der mit ihren Blatthälften buchartig zusammengeklappten jungen Blätter; 10. *Asclepias*-Typus der mit ihrer ganzen Fläche in den zumeist kegelförmigen oberirdischen (selten unterirdischen) Knospen aneinandergedrückten, sich gegenseitig klappig oder paarweise deckenden jungen Blätter, welche mit ihrer Spitze vertikal aufwärts wachsen; 11. *Polygonum*- und *Rhododendron*-Typus der nach der Rück- oder Unterseite (auswärts) ± stark eingerollten jungen Blätter; 11. *Daphne*-

Typus der am Rande nach der Oberseite (einwärts) eingerollten jungen Blätter.

Es möge hier noch erwähnt werden, daß in einer und derselben Gattung nicht selten verschiedene biologische Typen der jungen Blätter oder deren Kombination zur Ausbildung gelangten, und daß es zwischen einzelnen biologischen Typen der Mittelblätter und der Keimblätter auch Übergänge gibt.

Ähnliches gilt auch von den verschiedenen biologischen Typen der Blattknospen, in welchen die eingebetteten Blätter auf ungleiche Art durch Runzelung, Faltung, Einrollung etc. der Blattflächen, firnisartige Überzüge, Haarbekleidung u. s. w. der bei der Entfaltung der Knospe sich trennenden oder abfallenden Deck- oder Knospenschuppen etc. gegen schädliche äußere Einflüsse geschützt sind.

Bei überwinternden Blattknospen, deren Form und Größe, Anordnung und Ausbidung der sie umhüllenden Schuppen, Nebenblätter, seltener auch der vertrockneten Endblätter, bei verschiedenen Siphonogamen und ähnlichen sehr differiert, sind die Knospen etc. im Winterschlaf meist durch kombinierte mechanische und ähnliche Schutzeinrichtungen geschützt, und zwar bei den Xerophyten meist auf eine andere Art, als bei den Hygrophyten, bei den Landpflanzen anders, als bei den Sumpf- und Wasserpflanzen.

Vierter Teil.

Zusammenfassung und Schlußbemerkungen.

Aus den bisherigen Untersuchungen über die biologischen Typen der Laubblätter und über die Wechselbeziehungen, welche zwischen den morphologischen und biologischen Eigenschaften dieser für das Leben der Pflanzen hochwichtigen Assimilations- und Transpirationsorgane herrschen, geht hervor, daß die Laubblätter bei jeder Art der Wasser-, Sumpf- und Landpflanzen im äußeren und inneren Bau mit den auf sie einwirkenden äußeren Faktoren, vor allem mit den klimatischen Einflüssen, der chemischen und physikalischen Beschaffenheit des Bodens, den Feuchtigkeitsverhältnissen etc. stets gut harmonieren, und daß bei den meisten oder allen Pflanzenarten die Tendenz vorwaltet, den Bau etc. der Laubblätter bei größtmöglicher Leistungsfähigkeit mit möglichst geringer Kraft- und Stoffaufopferung oder ökonomisch zu modifizieren.

Daß bei verschiedenen, oft nahe miteinander verwandten Arten und Gattungen der mit Wasser-, Sumpf- und Luftblättern versehenen Siphonogamen und höheren Sporophyten etc. nicht selten in Form und Bau sehr ungleich entwickelte und zu verschiedenen phyllobiologischen Typen gehörige Laubblätter vorkommen, während bei weit voneinander stehenden Arten aus verschiedenen Gattungen oft $\pm$ gleichförmige und zu einem und demselben ökologischen Typus

gehörende Blätter sich ausgebildet haben, kann durch direkte Spezialanpassungen an die Umgebung, an bestimmte klimatische, edaphische und ähnliche Einflüsse, sowie durch erbliche, spezifische Anlagen und individuelle Variation, welche aus wenig bekannten inneren (zum Teil phytopsychischen) Ursachen Veränderungen im Wesen, in der Organisation und in der Gestalt der Laubblätter hervorrufen können, erklärt werden.

In stetem Kampf mit der sie umgebenden organischen und anorganischen Natur haben sich die Laubblätter, wie die Blüten, Wurzeln und andere Pflanzenorgane durch Zusammenwirken von Auto- und Mechanomorphose, Photo-, Bary- und Hydromorphose, sowie durch die verschiedenen, bei der Ausbildung einzelner Pflanzenarten mit größerer oder geringerer Energie tätig gewesenen äußeren Faktoren nach und nach weiter entwickelt, indem sich an diesen in erster Reihe der Assimilation und Transpiration dienenden Organen durch die bei der Auslese wirksam gewesenen äußeren (chemischen und physikalischen) Einflüsse äußerst mannigfaltige adverse, konverse oder biversale phyllobiologische Anpassungen, welche stets in direktem Verhältnisse mit den äußeren, die formative Reizung verursachenden Faktoren stehen, entwickelt haben.

Da hier jedoch auf die verschiedenen äußeren und inneren Faktoren (Kräfte etc.), welche bei diesen Anpassungen etc. wirken und das notwendige stets vielfach übersteigen, nicht eingegangen werden kann, so möge nur noch bemerkt werden, daß auf Grund der Deszendenztheorie angenommen werden kann, daß die einfachen, ungeteilten, ganzrandigen, stiellosen, mit einem medianen Gefäßbündel oder mit getrenntläufiger Nervatur und frei endigenden Nerven versehenen, von der zygomorphen Lamellenform nicht oder wenig abweichenden, einjährigen oder sommergrünen, nicht bewehrten und nicht durch verschiedene Vorrichtungen gegen Wind, Kälte, übermäßige Beleuchtung und Verdunstung etc. geschützten, und die nicht jährlich abfallenden symmetrischen Blattformen mit isolateralem Bau die ursprünglichen phyllogenetisch älteren (primären); die zusammengesetzten, geteilten, gelappten, langgestielten, mit parallelnerviger oder sich verzweigter und anatomosierender Nervatur ausgestatteten, mehrjährigen oder immergrünen, behaarten oder schülferigen, mannigfaltig bewehrten, perforierten, zerschlitzten, fächer- oder fiederförmigen, durch verschiedene Trocken-, Kälte- und ähnliche Schutzvorrichtungen versehenen, bilateralen, dorsiventralen und asymmetrischen Laubblätter, die durch allmähliche phyletische Variation und direkte progressive Anpassung (Selbstregulierung), durch Vererbung in zahlreichen Generationen fixierten, an sterilen Pflanzen jedoch öfters in höherem Grade abweichenden, die abgeleiteten (phylogenetisch jüngeren, sekundären) Formen der Laubblätter darstellen.

Durch regressive Phylogenie und infolge von Verkümmerung oder durch Latentwerden vorhandener Eigenschaften sind wieder die kleinen, schuppenartigen, chlorophyllarmen Blätter der Epiphyten, Saprophyten und Parasiten sowie die Phyllodien und Phyllocladien

der aphyllen Xerophyten und ähnliche Bildungen entstanden, welche oft habituell den normal entwickelten Blättern ähnlich sind.

Die Weiterentwicklung der einfachen, primitiven, auf einer niedrigen phyllobiologischen Stufe stehenden Blattformen der Bryophyten, Pteridophyten und ähnlichen foliosen Asiphonogamen erfolgte, wie man an den ältesten fossilen Pflanzen nachweisen kann, schon in älteren geologischen Perioden und ging, den großen Umwandlungen, resp. dem wiederholten Wechsel der Existenzbedingungen auf der Erdoberfläche, entsprechend, in mehreren Reihen und verschiedenen Richtungen divergierend vor sich, und zwar nicht in allen Familien und Gattungen gleich, sondern nur bei den polymorphen Pflanzen, welchen größere Mutationsfähigkeit innewohnte, energischer, so z. B. bei vielen Pteridophyten und Anthophyten mit höchst organisierten, doppelt gefiederten, zusammengesetzten und ähnlichen, mit verschiedenen mannigfaltig kombinierten Schutzeinrichtungen versehenen Blattformen der Aëro-, Helo- und Hydrophyten.

Der fortschreitenden Entwickelung der biologischen Blatttypen entsprechend sind die höher und höchst entwickelten und vielfach kombinierten ökologischen Blattformen der Wind-, Regen-, Lianen-, Nektar-, Schattenblätter u. ä. größtenteils erst in den letzten geologischen Perioden zur Ausbildung gelangt.

Doch bleibt es, da die Übergangsformen sich vielfach nicht erhalten haben, noch weiteren Forschungen vorbehalten, festzustellen, welche von den noch jetzt vorherrschenden biologischen Formen der Leder-, Roll-, Dick-, Wind- und Regenblätter, der zoophilen und zoophoben Blätter u. ä. die älteren und welche die später entstandenen (abgeleiteten) sind.

Schließlich möge hier noch hervorgehoben werden, daß die an variablen Pflanzenarten durch äußere, klimatische und edaphische Einflüsse und durch innere individuelle Anlagen (auch durch seelische Eigenheiten) der Pflanzen zur Entwickelung gelangten Anpassungsformen der Laubblätter von Wasser-, Sumpf- und Landpflanzen, welche Formen, insofern sie im wesentlichen miteinander übereinstimmen im Vorhergehenden zu einheitlichen phyllobiologischen Typen vereinigt werden, durch Vererbung oder phylogenetische Reproduktion aller Lebensprozesse des Mutterwesens zu konstanten Charakteren geworden sind, welche wie die ähnlichen nützlichen (nie völlig nutzlosen) Eigenschaften oder Charaktere der jungen Blätter, Keimblätter u. a. in einzelnen Familien in verschiedenen Progressionen vorkommen und vielfach auch für die Systematik gute diagnostische Merkmale abgeben.

Die Lithocysten der Gattung Ficus.

Von

Dr. O. Renner, München.

Mit 21 Abbildungen im Text.

Bei der Betrachtung der Cystolithen ist natürlicherweise von jeher diesen merkwürdigen Zellinhaltskörpern viel mehr Aufmerksamkeit geschenkt worden als ihren Behältern, so sehr, daß der Name Lithocyste, den Radlkofer[1]) für die Behälter geschaffen hat, sich bis heute nicht hat einbürgern können; es ist von den „Cystolithenzellen" (De Bary) so wenig die Rede, daß ein kurzer Name für sie im allgemeinen nicht nötig erscheint. Der Grund dafür, daß man die Zelle, die den Cystolithen beherbergt, für sich so wenig betrachtet, liegt wohl darin, daß bei dem alten, in keinem Lehrbuch und in keinem Praktikum verlassenen Musterbeispiel, bei *Ficus elastica,* die Lithocyste als etwas vom Cystolithen ganz Untrennbares, der Behälter samt Inhalt als Zellelement sui generis sozusagen erscheint. Allerdings finden sich schon früh Versuche, die „Cystolithen" von *Ficus,* d. h. genau genommen die Lithocysten, auf in ihrer Verbreitung weniger beschränkte Gebilde, auf irgend eine Trichomform zurückzuführen. So denkt Schleiden,[2]) ohne trichomatische Lithocysten von *Ficus* zu kennen, an eine Beziehung zu den Brennhaaren der Urticaceen, indem er auf die Kalkhaare der Boragineen hinweist: die Haarspitze wird rückgebildet, der weite Basalteil des Brennhaares bleibt erhalten, und das Sekret wird durch Kalk ersetzt. Die Ansicht, daß die Lithocysten gerade von Brennhaaren herzuleiten sind, hat nicht viel für sich. Aber die Trichomnatur der Lithocysten sämtlicher *Ficus*-Arten läßt sich, wie ich hoffe, wahrscheinlich machen. Der sehr naheliegende Gedanke ist schon mit Bestimmtheit von Möbius[3]) ausgesprochen

[1]) Radlkofer, Über die Gliederung der Familie der Sapindaceen. (Sitzungsber. math.-phys. Kl. k. bayr. Akad. Wiss. Bd. XX. 1890. p. 119.)

[2]) Schleiden, Grundzüge der Botanik. 2. Aufl. Bd. I. p. 329.

[3]) Möbius, Beitrag zur Anatomie der *Ficus*-Blätter. (Ber. Senckenberg. Ges. Frankfurt a. M. 1897. p. 135.)

worden, sogar noch früher, und zwar in einer Fassung, auf die unten zurückzukommen sein wird, in einer sehr selten zitierten Arbeit von Chareyre[1]).

Der Hauptzweck der vorliegenden Mitteilung ist, die reichen Variationen in der Ausbildung der Lithocysten, wie sie mir bei einer systematischen Arbeit[2]) zu Gesicht gekommen sind, zur Kenntnis zu bringen und damit das Belegmaterial für die von den genannten älteren Autoren vertretene Auffassung zu vermehren. Über die Cystolithen wird nur ausnahmsweise zu berichten sein, weil sie ziemlich einförmig entwickelt sind, von Eigentümlichkeiten der inneren Struktur vielleicht abgesehen, die aber hier nicht berücksichtigt werden sollen. Bezüglich der Synonymie und der Abgrenzung der Sektionen verweise ich auf die genannte Arbeit.

Zunächst folgt eine Erklärung der Figuren, auf die dann der weitere Text nur unter kurzer Verweisung Bezug nimmt. Es

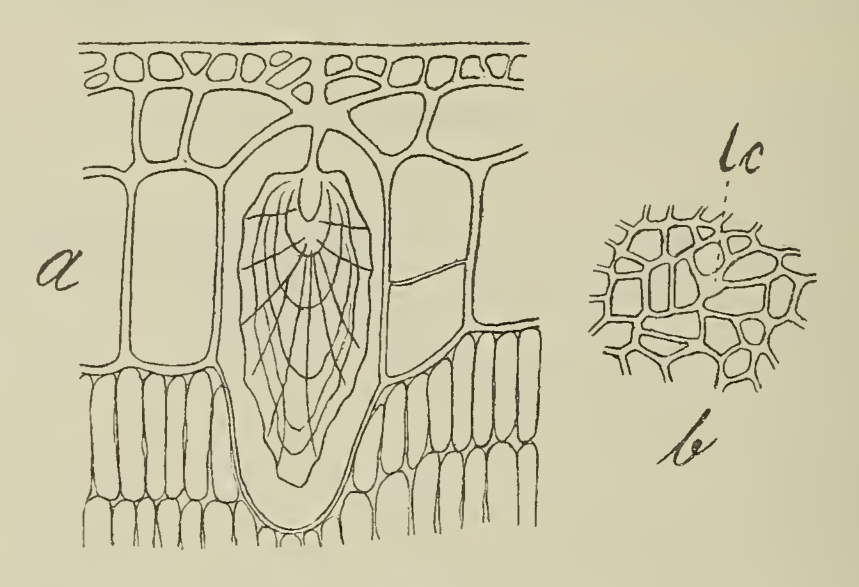


Fig. 1.

handelt sich überall nur um den Querschnitt des Blattes bezw. die Flächenansicht der Blattepidermis. Ist die Außenwand der Epidermiszellen im Bild des Querschnittes nach oben gekehrt, so liegt ein Stück des Hautgewebes der Oberseite vor, wenn nach unten, der Unterseite.

Fig. 1. *Ficus* (Sektion *Urostigma*) *elastica* Roxb. Die Lithocyste, die eine ungeteilt gebliebene Zelle des im übrigen mehrfach tangential geteilten Hautgewebes darstellt (vgl. Die Entwicklungsgeschichte bei De Bary, Vergleichende Anatomie. p. 110), ist von der Oberfläche abgedrängt. Das schmale lange Membranstück, das sich in der Verlängerung des Cystolithstiels zwischen den kleinen Epidermiszellen hindurch erstreckt, ist die freie Außenwand der Lithocyste. Wie klein das Stück ist, mit dem die Lithocyste sich an der Bildung der Oberfläche beteiligt, zeigt die Flächenansicht, Fig. 1, *b*, wo *lc* dieses Stück bezeichnet. Unterseits finden sich ganz ähnliche Lithocysten, nur kleiner und seltener.

---

[1]) Chareyre, Nouvelles recherches sur les cystolithes. (Revue d. scienc. natur. Montpellier 1884. p. 523; 1885. p. 5.)

[2]) Renner, Beiträge zur Anatomie und Systematik der Artocarpeen und Conocephaleen, insbesondere der Gattung *Ficus*. (Englers Botan. Jahrb. Bd. 39. 1907. p. 319—448.)

Fig. 2. *F. (Urostigma) rhododendrifolia* Miq. Die freie Außenwand der Lithocysten ist viel weniger dick als bei *F. elastica*, aber ebenfalls sehr klein, flach, ohne Spitze (2, *a, b*). Die Lithocysten der Oberseite dringen meist tief ins Mesophyll ein; wo sie in das mechanische Gewebe der Nerven eingelassen sind, sind sie weniger tief (2, *c*) dafür meist in der Richtung des Nervenverlaufs

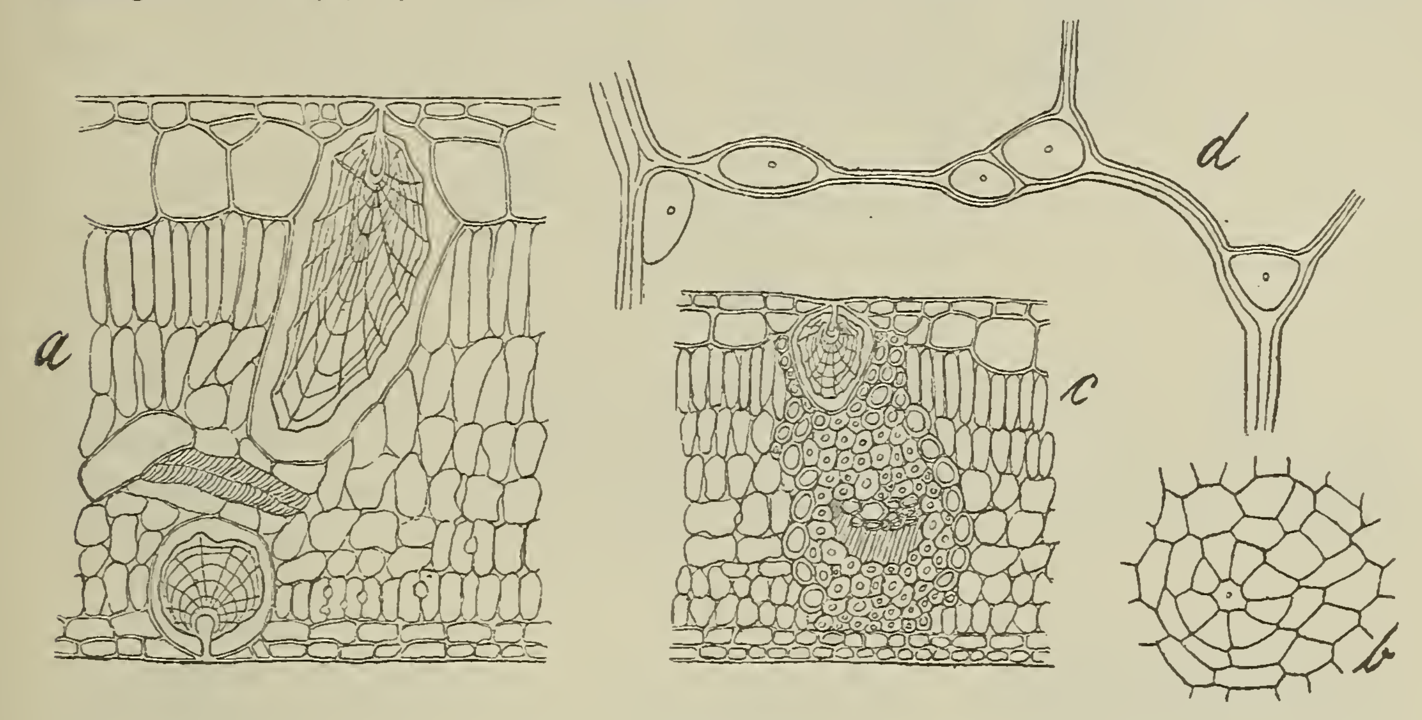


Fig. 2.

gestreckt (Fig. 2, *d*, die ein Stück des Nervennetzes bei Betrachtung von oben widergibt). Die Lithocysten der Unterseite (2, *a*) annähernd kugelig oder kurz ellipsoidisch, viel häufiger als bei *F. elastica*. *F. rhod.* kann nach der Ausbildung der Lithocysten als Typus der Sektion *Urostigma* gelten, abgesehen von der Eigen-

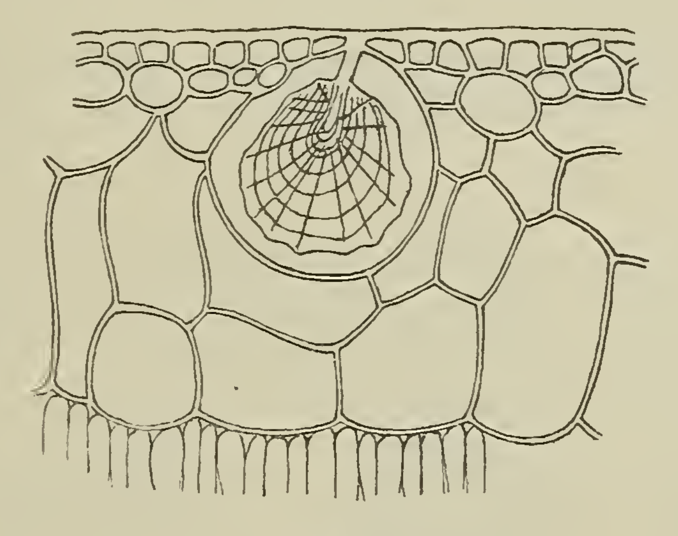


Fig. 3.

tümlichkeit, daß die Lithocysten sich so häufig in die Nerven einbohren.

Fig. 3. *F. (Urostigma) rubiginosa* Desf. Lithocysten kurz ellipsoidisch, aus dem tiefen Hypoderm gewöhnlich nicht heraustretend. In der Figur ist ein Ausnahmefall abgebildet; die Innenwand der Lithocyste erreicht das Palisadengewebe nicht, sondern stößt an Hypodermzellen an. An eine Umwachsung der Lithocyste durch das Hypoderm ist nach der Beschaffenheit der Wände nicht

wohl zu denken, die Lithocyste hat sich also erst differenziert, als die tangentialen Teilungen in der Epidermis schon begonnen hatten.

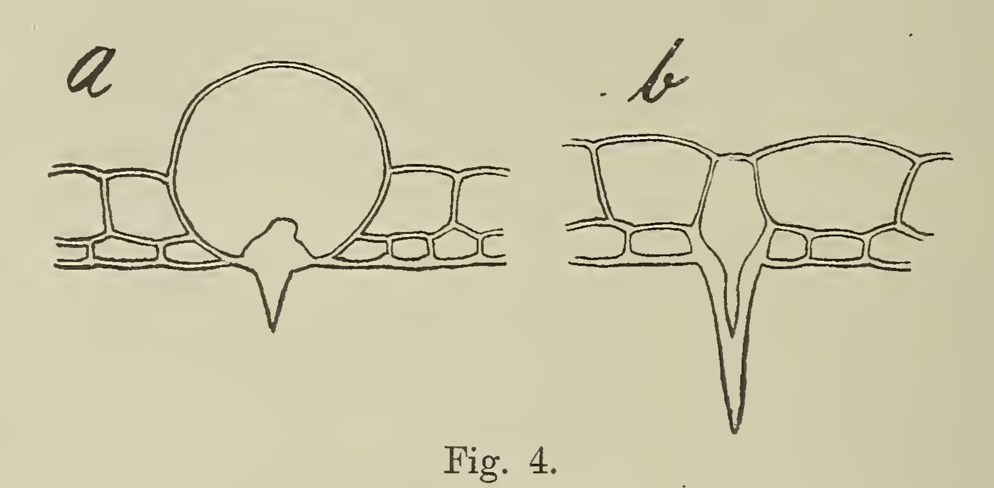


Fig. 4.

Fig. 4. *F. (Urostigma) glaberrima* Bl. Ganz ähnlich wie *F. rhododendrifolia*, nur die Lithocysten der Unterseite (*a*) oft mit ziemlich großem, verdicktem, in eine Haarspitze auslaufendem Außenstück. Daneben auch längere und kürzere Haare (*b*).

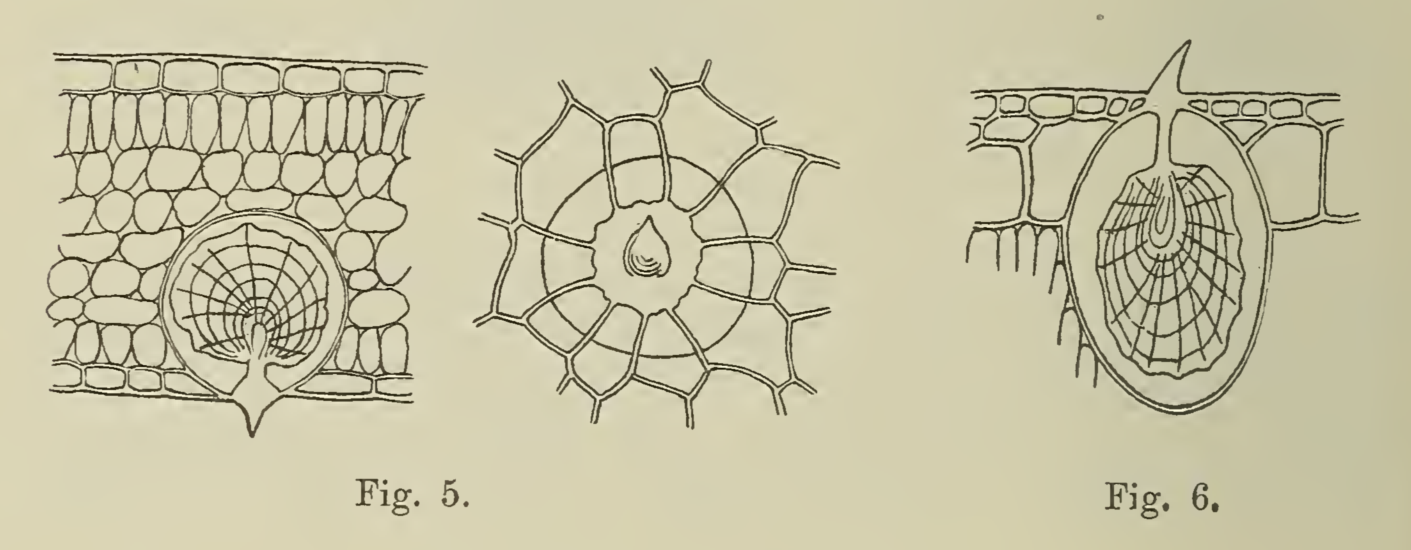


Fig. 5. Fig. 6.

Fig. 5. *F. (Urostigma) nervosa* Heyne. Lithocysten nur unten, kugelig, das freie Flächenstück groß, mit kurzer, derber Haarspitze.

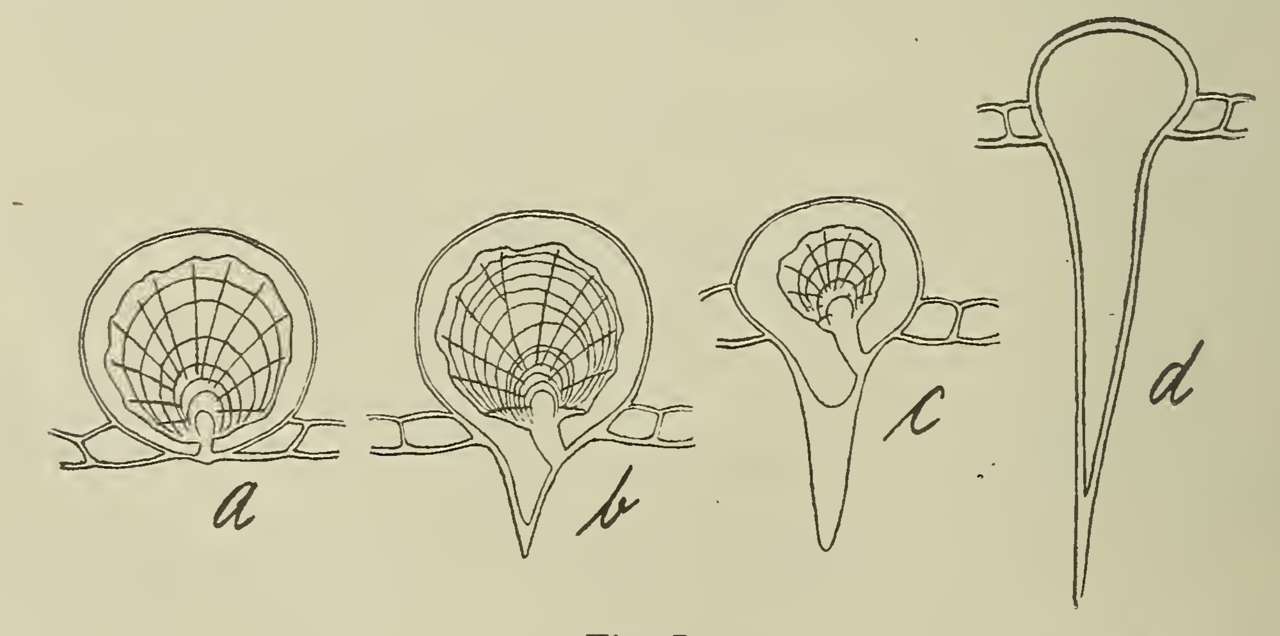


Fig. 7.

Fig. 6. *F. (Pharmacosyce) anthelminthica* Mart. Lithocyste von der Oberseite mit Haarspitze.

Fig. 7. *F. (Eusyce) silhetensis* Miq. Schönes Beispiel für den von Kohl[1]) bei *F. carica* beobachteten Antagonismus zwischen Trichomspitze und Cystolith: Große Lithocysten mit gut ausgebildetem Cystolith (*a*) haben einen winzigen Höcker auf dem ziemlich großen Außenstück; je kleiner der Cystolith und die ihn umhüllende Zellblase ist (*b, c*), desto besser ist die Haarspitze entwickelt; längere Haare endlich (*d*) enthalten keine Spur eines Cystolithen.

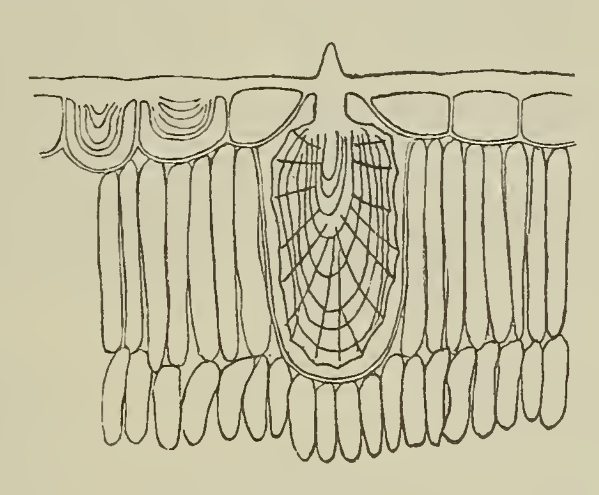


Fig. 8.

Fig. 8. *F. (Eusyce) macropoda* Miq. Tiefe Lithocyste mit Haarspitze von der Oberseite. Es ließe sich eine ähnliche Reihe zusammenstellen wie bei *F. silhetensis*. In zwei Zellen der Epidermis cystolithische, verkieselte Membranwucherungen.

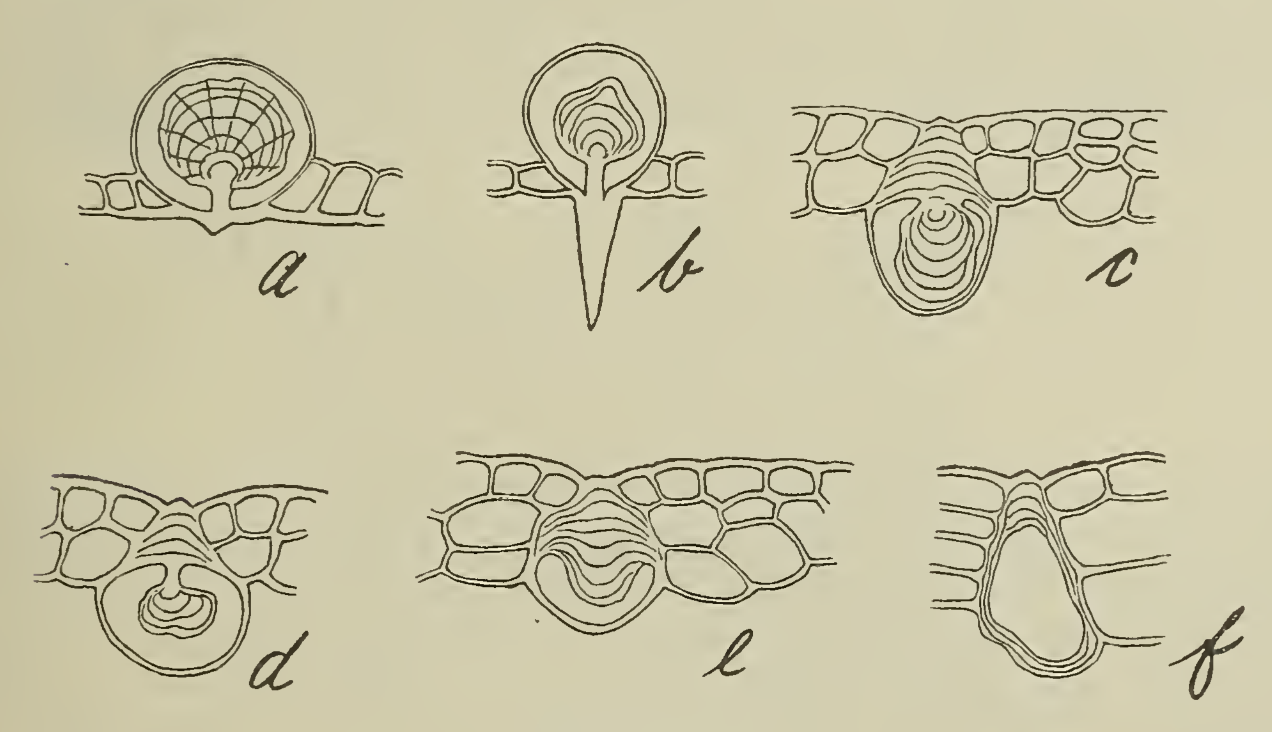


Fig. 9.

Fig. 9. *F. (Eusyce) villosa* Bl. *a* und *b* Lithocysten von der Unterseite, an denen sich wieder die Korrelation zwischen Haar und Cystolith zu erkennen gibt. *c, d, e, f* die kleinen unregelmäßigen Lithocysten der Oberseite mit rudimentären Cystolithen oder ohne solche; die Außenwand mächtig verdickt, in einen winzigen Höcker vorgezogen.

---

[1]) Kohl, Anatomisch-physiologische Untersuchung der Kalksalze und Kieselsäure in der Pflanze. 1889. p. 125.

Fig. 10. *F. (Sycidium) Pseudopalma* Blanco. Lithocysten der Oberseite (*a, b*) tief und schmal, mit ziemlich großer, freier Fläche und kurzem Höcker; Cystolithen von ausgezeichneter Gestalt: Die Hauptmasse wird von einem schlank kegel- oder belemnitenförmigen, mit breiter Basis ansitzenden, verkieselten Zapfen gebildet; dieses dem Stiel normaler Cystolithen entsprechende Stück wird nur von einer dünnen, nicht verkieselten Hülle überzogen, in der sich kein Kalk nachweisen läßt und die sich mit Jod und Schwefelsäure gelbbraun färbt, also wohl zur Hauptsache aus Callose besteht. Dieselben Reaktionen zeigen übrigens auch die Cystolithen der Unterseite, von der gewöhnlichen kugelig-traubigen Form, in dünnwandigen, unregelmäßig kurz ellipsoidischen oder kugeligen Lithocysten (*c, α* in *e*), deren freies Membranstück groß und ver-

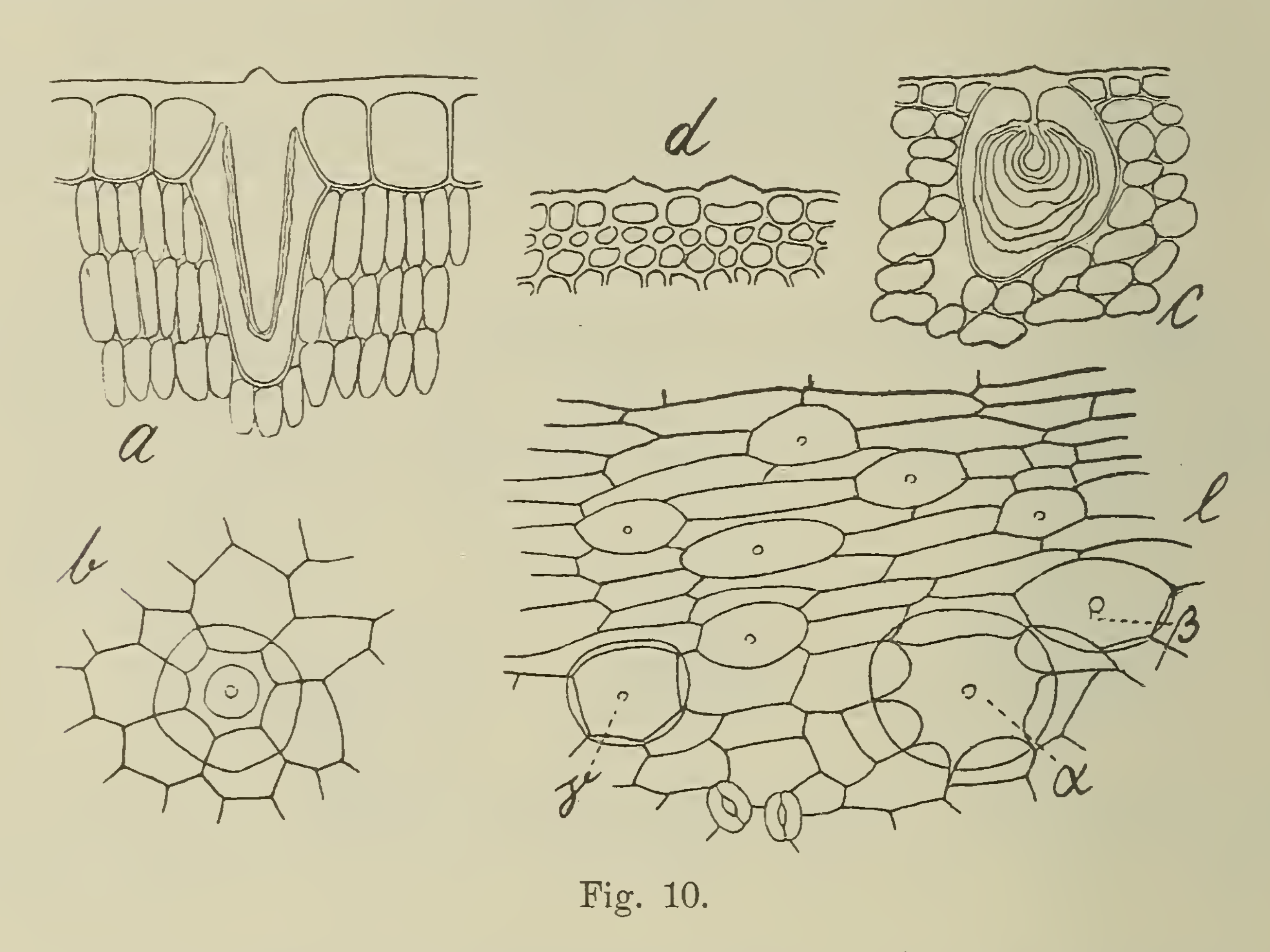


Fig. 10.

dickt ist und eine kleine aufgesetzte Spitze trägt. An den Nerven gehen die Lithocysten der Unterseite in kleine flache Trichome mit winzigen Spitzchen über (*d*); die Zellen *β* und *γ* in Figur *e* enthalten noch Cystolithen, haben aber schon geringeren Durchmesser als die typische Lithocyste *α*; die übrigen von der Fläche gesehenen elliptischen Trichome würden sich im Längsschnitt so darstellen wie die auf dem Nervenquerschnitt *d* getroffenen.

Fig. 11. *F. (Sycidium) sikkimensis* Miq. Die Lithocysten *lc* (nur unterseits) sind schmal sackförmig, dünnwandig und enthalten große Cystolithen; ihre freie Außenwand ist wenig ausgedehnt, dünn, kegelförmig gewölbt und trägt ein kleines Spitzchen; die anstoßenden, rosettenartig gelagerten Epidermiszellen (*b*) sind breit und wenig zahlreich. Daneben finden sich, ebenso zahlreich wie die Lithocysten, flache Trichome (*tr*) ohne Cystolithen, breit und niedrig, mit dickerer Wand; das freie Außenstück ist groß, verdickt, ziemlich flach mit aufgesetztem Spitzchen und kleinen Knötchen, die

anstoßenden Rosettenzellen sind schmal und zahlreich. Die Lithocysten erstrecken sich meistens durch das ganze Mesophyll bis zur oberen Epidermis, so daß auf einer kleinen Fläche, dem Stielansatz der Cystolithen gegenüber, sogar die Palisadenzellen von der Epidermis verdrängt erscheinen (*a, c*), mithin die ganze Blattdicke an solchen Stellen von zwei Epidermiszellen gebildet wird.

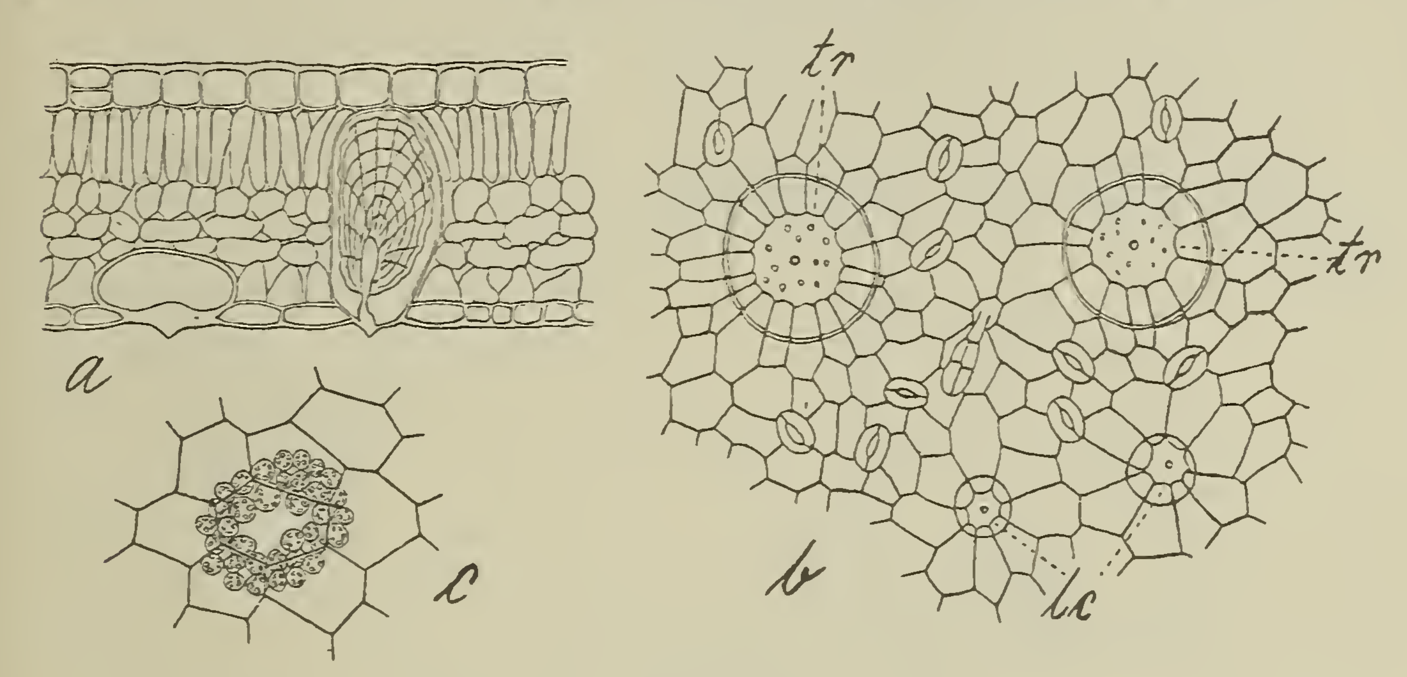


Fig. 11.

Fig. 12. *F. (Sycidium) subulata* Bl. Der vorigen sehr ähnlich. Nur führen auch die flachen Trichome (*β*) Cystolithen, allerdings von viel weniger regelmäßiger Form als die sackförmigen, dünnwandigen Lithocysten *α*. Das Blatt ist dicker als bei *F. sikkimensis*, die tiefen Lithocysten dringen höchstens bis zum Palisadengewebe

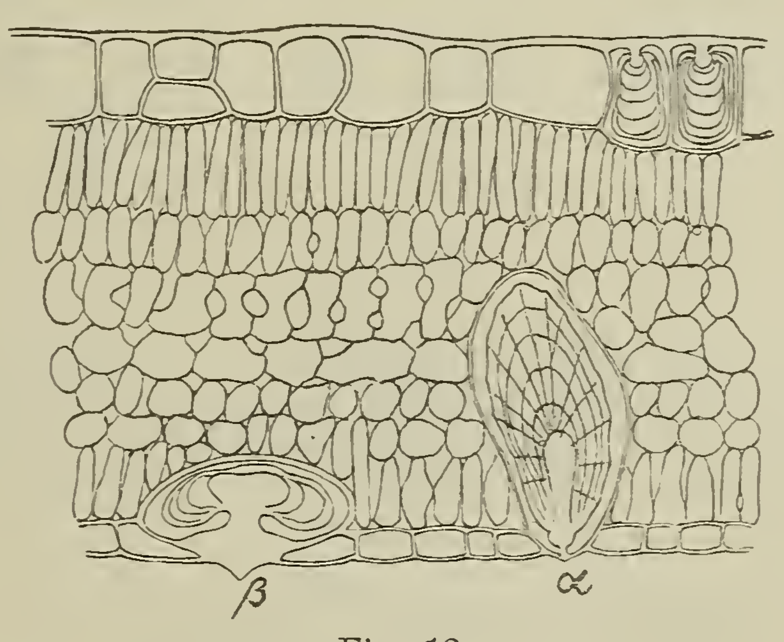


Fig. 12.

vor. Auf der Oberseite sind zwei Cystolithen in gewöhnlichen Epidermiszellen gezeichnet, der Außenwand mit kurzem Stiel angeheftet.

Fig. 13. *F. (Sycidium) clavata* Wall. Beiderseits kleine flache Trichome mit großem Außenstück und kleinem Spitzchen, oben (*c*) meist ohne, unten (*b*) fast immer mit (unregelmäßig geformten) Cystolithen. Die anstoßenden Rosettenzellen bald mehr,

bald weniger zahlreich, länger oder kürzer. Die Trichome sind schon unterseits (*b*) sehr häufig, oben (*c*) so zahlreich, daß sie einen bedeutenden Teil der Epidermis ausmachen.

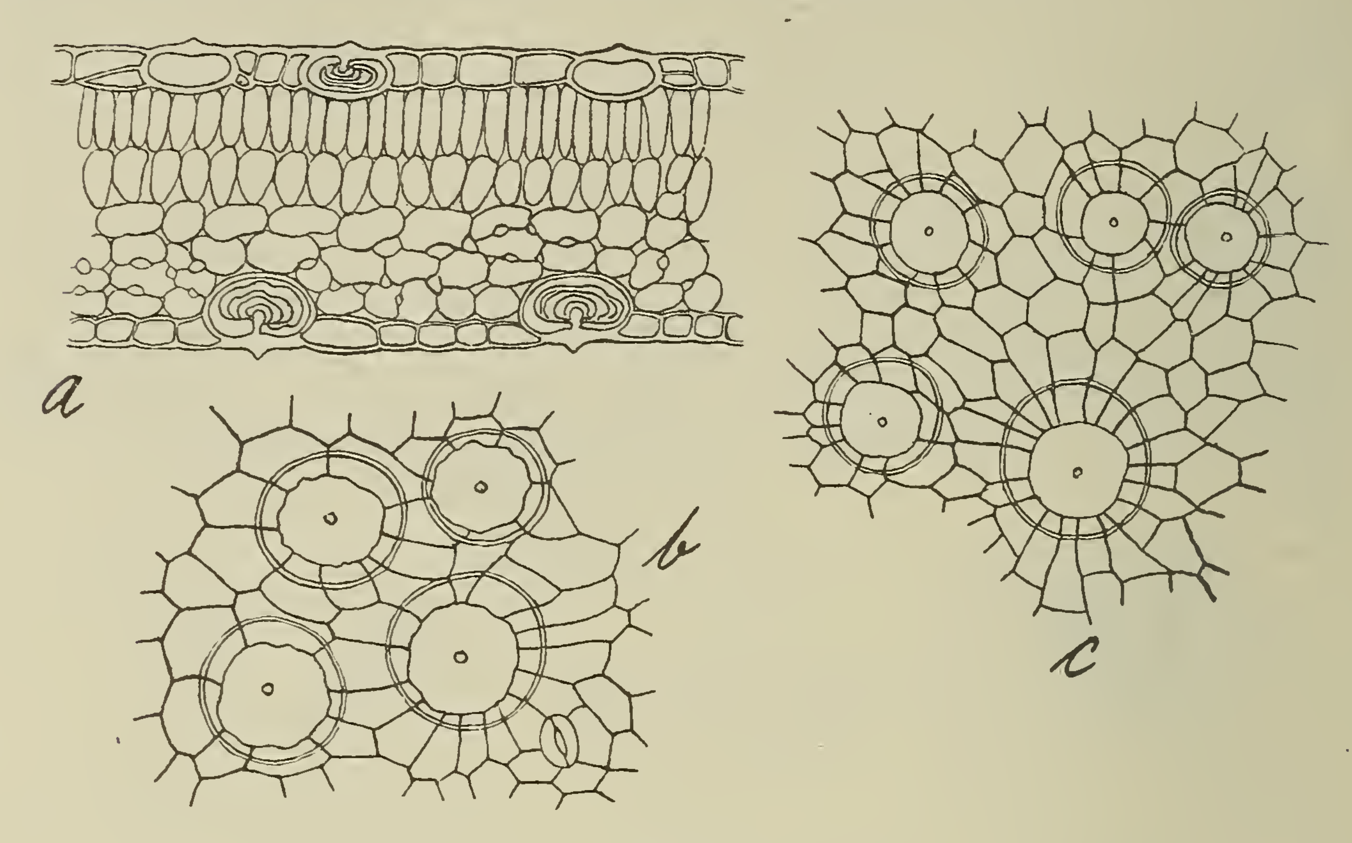


Fig. 13.

Fig. 14. *F. (Sycidium) lasiocarpa* Miq. Flache Trichome als Lithocysten nur unterseits, auf die Nähe der Nerven beschränkt, rasch in eine ziemlich lange, feine, massive, verkieselte Spitze

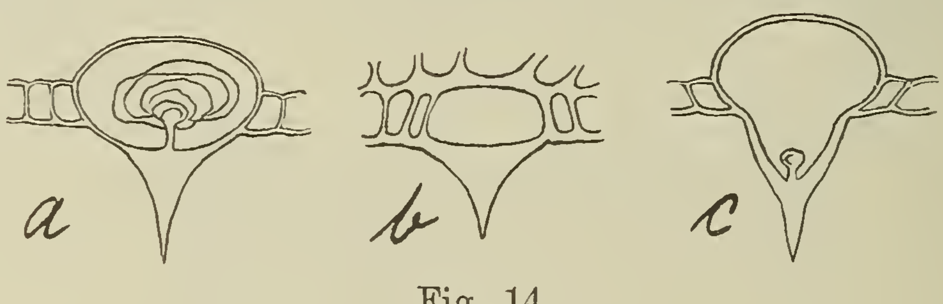


Fig. 14.

ausgezogen (*a*). Oft ohne Cystolithen, so regelmäßig über den Nerven (*b*). Manchmal mit längerer Spitze, in die das Lumen sich hineinerstreckt (*c*), als Übergang zu gewöhnlichen Borstenhaaren.

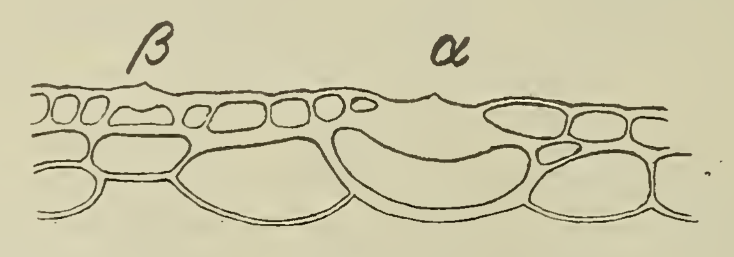


Fig. 15.

Fig. 15. *F. (Sycidium) gibbosa* Bl. Oberseits ähnliche Trichome wie bei *F. clavata*, auch ebenso häufig, nie mit Cystolithen. Die größeren (*α*) immer ans Mesophyll grenzend, die kleinsten (*β*) ausnahmsweise von Hypodermzellen unterlagert.

Fig. 16. *Artocarpus scandens* Renner (*Prainea scandens* King). Ganz ähnliche Trichome, nie mit Cystolithen.

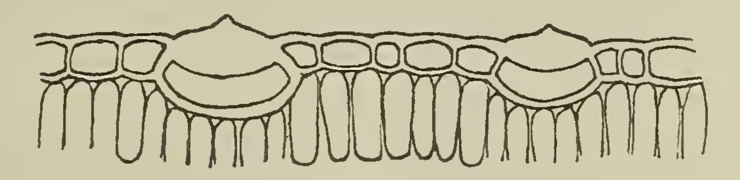


Fig. 16.

Fig. 17. *F. (Sycidium) scabra* Forst. Oberseits kurze, aber sehr breite, dickwandige Trichome, teilweise mit Cystolithen. Im abgebildeten Fall ist der Cystolith ausnahmsweise der Innenwand angeheftet.

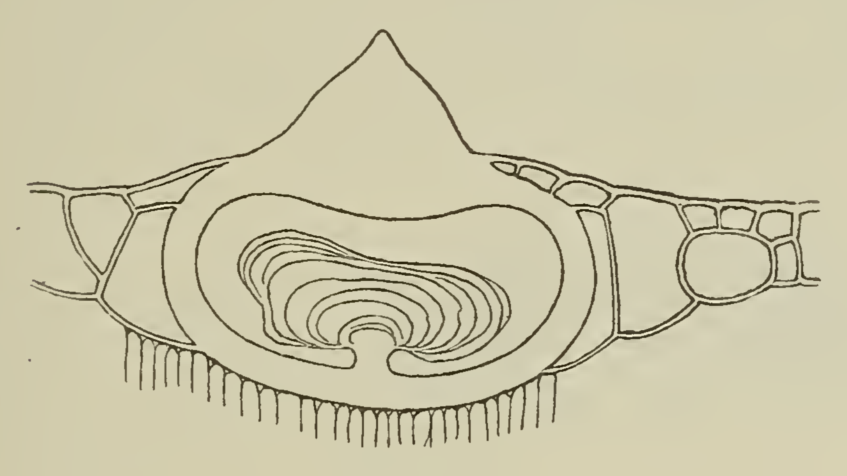


Fig. 17.

Fig. 18. *F. (Sycidium) asperrima* Roxb. Starkes Haar von der Oberseite mit seitlich angeheftetem Cystolith.

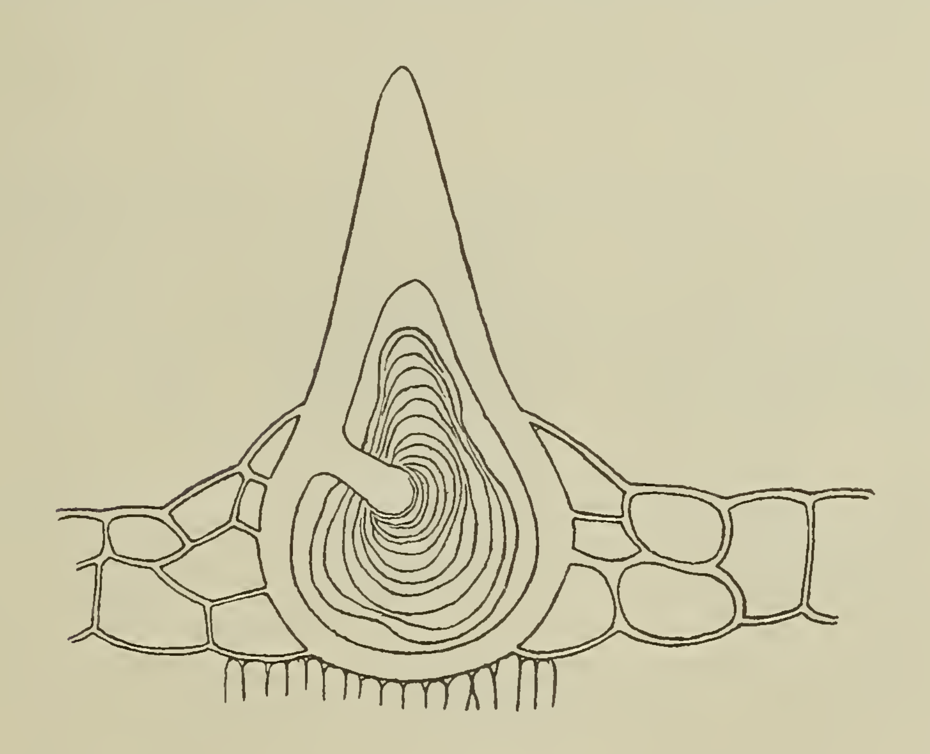


Fig. 18.

Fig. 19. *F. (Urostigma) salicifolia* Vahl. In den meisten Zellen der sehr groß- und tiefzelligen oberen Epidermis (*a, b*) kurz gestielte Cystolithen, der Außenwand ansitzend, nicht selten zu zweien in einer Zelle, oder zwei ursprünglich getrennte zu einem einzigen, an zwei Stielen aufgehängten verschmolzen, in ihrer Ge-

stalt der beherbergenden Zelle oft vollständig angepaßt. In der unteren Epidermis (*c*) große kugelige Lithocysten (*lc*) mit großem freien Flächenstück, außerdem gelegentlich auch Cystolithen in gewöhnlichen Epidermiszellen, wie oben, mit Vorliebe in nächster

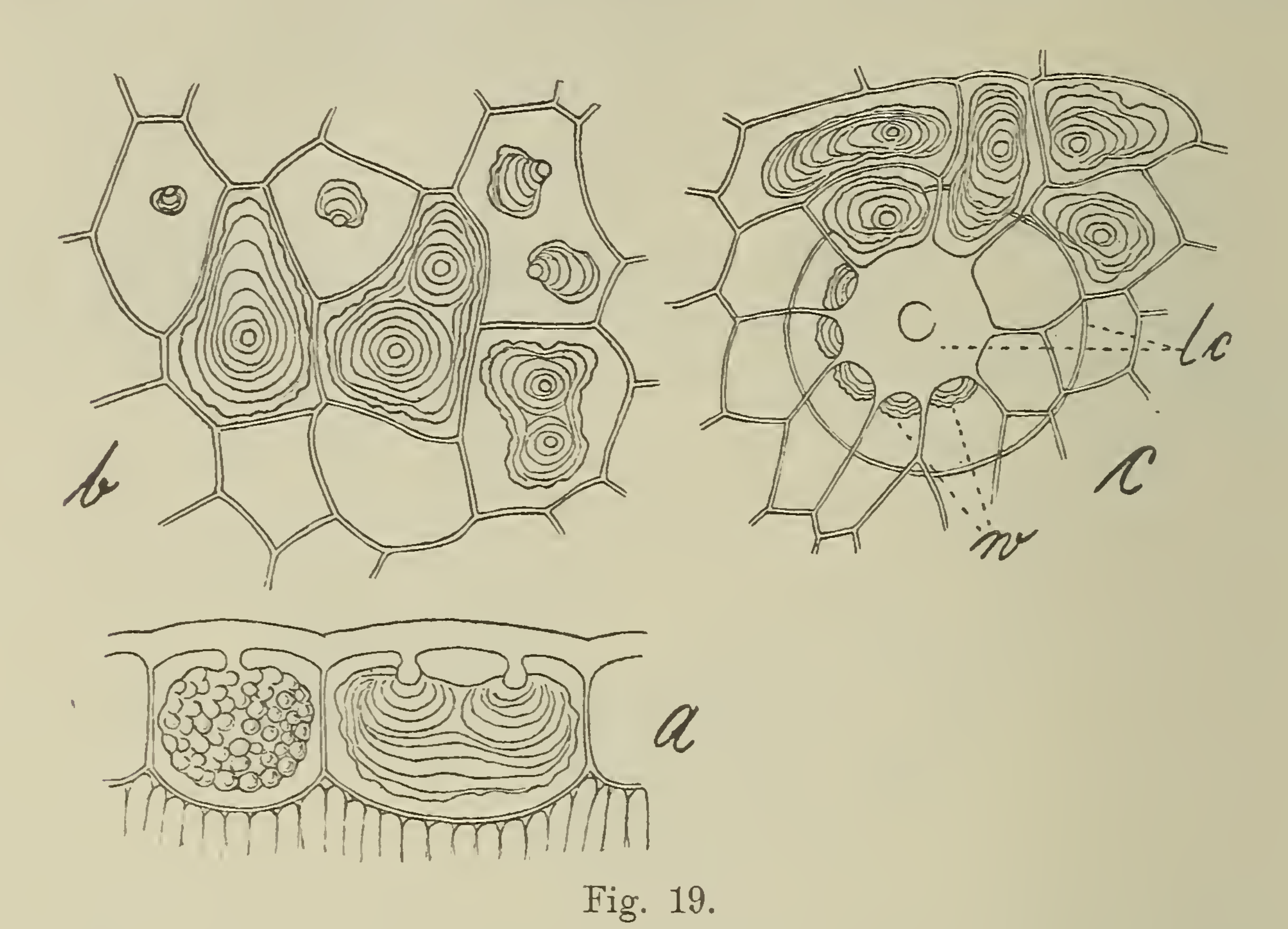


Fig. 19.

Nähe der eigentlichen Lithocysten; bei *w* in *c* ist in fünf Zellen, die an die große Lithocyste anstoßen, anstatt eines gestielten Cystolithen eine kleine, nicht abgesetzte Membranwucherung aufgetreten.

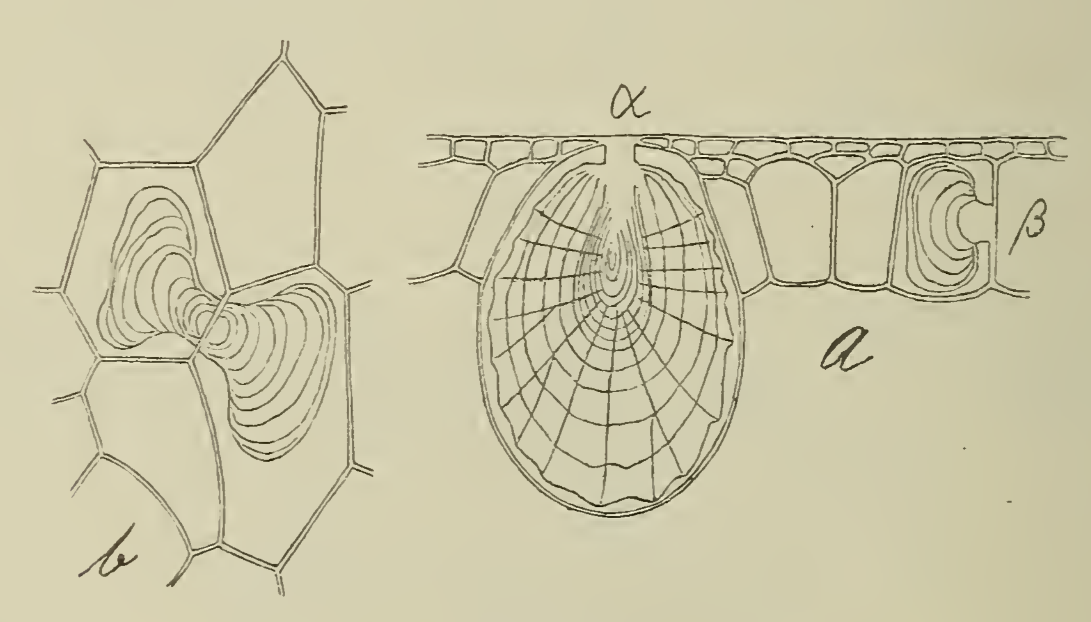


Fig. 20.

Fig. 20. *F.* (*Urostigma*) *populifolia* Vahl. Oberseits große Lithocysten (*a*) ohne Spitze, mit sehr regelmäßig gebauten Cystolithen. Außerdem im Hypoderm in gewöhnlichen Zellen kleinere Cystolithen (*β*) von unregelmäßiger Form, meist gepaart (*b*), in zwei benachbarten Zellen der gemeinsamen, zur Blattfläche senkrechten Wand mit dickem, kurzem Stiel angewachsen.

Fig. 21. *F.* (*Eusyce*) *diversifolia* Bl. Lithocysten auf der Unterseite kugelig, mit winzigem Spitzchen, oft mit zwei Cystolithen von unregelmäßiger Form.

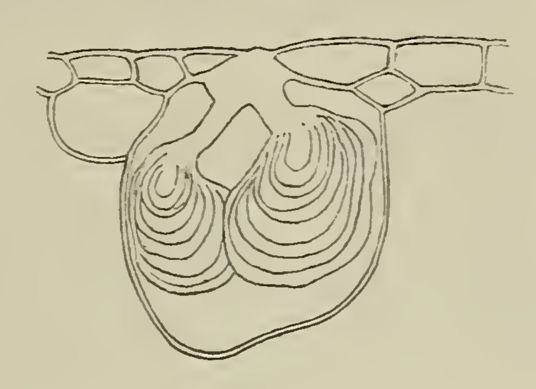


Fig. 21.

Damit sind die wichtigsten Typen der Zellen, die bei *Ficus* Cystolithen beherbergen, erschöpft. Um die Verbreitung dieser Typen innerhalb der Gattung zu illustrieren, sind sämtliche untersuchte Arten nach dem Vorkommen der Cystolithen in Tabellenform zusammengestellt.

I. Cystolithen fehlen:

α. Beiderseits Hypoderm. *Urostigma: F. mangiferoides* Warb.

β. Epidermis beiderseits einfach oder oben großenteils zweischichtig. *Eusyce: F. chrysocarpa* Reinw., *fulva* Reinw., *hirta* Vahl, *lepidosa* Wall., *alba* Reinw., *toxicaria* L.

II. Cystolithen vorhanden:

A. Cystolithen in länglichen oder kugeligen Lithocysten ohne Spitze.

a. Lithocysten beiderseits.

α. Beiderseits Hypoderm. *Urostigma*: *F. rhododendrifolia* Miq., *Benjamina* L., *retusa* Miq., *elastica* Roxb., *Binnendijkii* Miq., *obtusifolia* Roxb., *bengalensis* L., *pilosa* Reinw., *xylophylla* Wall., *truncata* Miq.; *acrocarpa* Steud., *glumosa* Delile.; *Guadalajarana* Wats., *Jaliscana* Wats.

β. Oben Hypoderm, unten einfache Epidermis. *Urostigma: F. Dekdekana* A. Rich., *lanceobracteata* Warb., *macrosperma* Warb.; *ligustrina* K. et Bonpl., *subtriplinervia* Mart., *sapida* Miq., *pertusa* L. fil., *longifolia* Schott, *Bonplandiana* Miq., *Pringlei* Wats., *populnea* Willd., *lentiginosa* Vahl, *fagifolia* Miq. *Sycidium: F. adenosperma* Miq.

b. Lithocysten nur oben.

α. Beiderseits Hypoderm. *Urostigma: F. rubiginosa* Desf., *Rumphii* Bl., *abutilifolia* Miq., *populifolia* Vahl, *Pringsheimiania* J. Br. et K. Sch., *subapiculata* Miq.

β. Oben Hypoderm, unten einfache Epidermis. *Urostigma: F. crocata* Mart., *tomentella* Miq., *clusiaefolia* Schott, *amazonica* Miq., *enormis* Mart., *paraënsis* Miq.

γ. Oben großenteils zweischichtige, unten einfache Epidermis. *Urostigma: F. lancifolia* Hook. et Arn.

c. Lithocysten nur unten.

Beiderseits einfache Epidermis. *Urostigma: F. saxophila* Bl., *religiosa* L., *Tjakela* Burm., *infectoria* Roxb., *glabella* Bl.; *salicifolia* Vahl, *lutea* Vahl.

B. Cystolithen oben in länglichen Lithocysten ohne Spitze, unten in kugeligen Lithocysten mit Spitze.
Beiderseits Hypoderm. *Urostigma: F. glaberrima* Bl.

C. Cystolithen in länglichen oder kugeligen Lithocysten mit kürzerer oder längerer Spitze.
a. Lithocysten beiderseits.
α. Beiderseits Hypoderm. *Pharmacosyce: F. anthelminthica* Mart., *Radula* Willd.
β. Oben Hypoderm, unten einfache Epidermis. *Pharmacosyce: F. grandaera* Mart., *adhatodaefolia* Mart. *Sycidium: F. Decaisneana* Miq. *Eusyce: F. scandens* Roxb., *recurva* Bl., *ramentacea* Roxb., *villosa* Bl.
γ. Beiderseits einfache oder oben großenteils zweischichtige Epidermis. *Sycidium: F. Pseudopalma* Bl. *Eusyce: F. macropoda* Miq., *Sycomorus* L. fil. *Covellia: F. cuneata* Miq.
b. Lithocysten nur oben.
Oben großenteils zweischichtige, unten einfache Epidermis. *Eusyce: F. gnaphalocarpa* Steud.
c. Lithocysten nur unten.
α. Beiderseits Hypoderm. *Eusyce: F. excavata* King. *Synoecia: F. aurantiaca* Griff., *punctata* Thunb., *callicarpa* Miq.
β. Oben Hypoderm, unten einfache Epidermis. *Eusyce: F. pumila* L., *lanata* Bl., *diversifolia* Bl.
γ. Oben großenteils zweischichtige, unten einfache Epidermis. *Urostigma: F. pubinervis* Bl. *Eusyce: F. foveolata* Wall., *nemoralis* Wall., *riparia* Hochst., *barbicaulis* Warb. *Covellia: F. fistulosa* Reinw., *cunia* Ham., *myriocarpa* Miq. *Neomorphe: F. glomerata* Roxb., *Roxburghii* Wall.
δ. Beiderseits einfache Epidermis. *Urostigma: F. nervosa* Heyne, *vasculosa* Wall. *Eusyce: F. laevis* Bl., *erecta* Thunb., *silhetensis* Miq., *carica* L., *virgata* Roxb., *corylifolia* Warb., *stellulata* Warb. *Covellia: F. hispida* L. fil., *saemocarpa* Miq.

D. Cystolithen in jedenfalls teilweise abgeflachten Lithocysten mit Spitze: *Sycidium.*
a. Lithocysten beiderseits.
α. Oben Hypoderm, alle Lithocysten abgeflacht: *F. gibbosa* Bl., *brevicuspis* Miq.
β. Beiderseits einfache oder oben teilweise zweischichtige Epidermis.
αα. Alle Lithocysten abgeflacht: *F. quercifolia* Roxb., *clavata* Wall., *obscura* Bl.
ββ. Lithocysten oberseits abgeflacht, unten teils abgeflacht, teils kugelig: *F. pisifera* Wall., *obscura* Wall.
b. Lithocysten nur unterseits; beiderseits einfache oder oben stellenweise zweischichtige Epidermis.
α. Alle Lithocysten abgeflacht: *F. parietalis* Bl., *lasiocarpa* Miq., *urophylla* Wall., *rostrata* Lam., *cuspidata* Reinw.
β. Lithocysten teils abgeflacht, teils länglich: *F. subulata* Bl., *sikkimensis* Miq.

E. Cystolithen wenigstens teilweise in derben, meist kurzen Haaren; oben großenteils zweischichtige, unten einfache Epidermis: *Sycidium.*

a. Cystolithen beiderseits in Haaren: *F. heterophylla* L. fil., *asperrima* Roxb.

b. Cystolithen oben in kurzen Haaren, unten in kugeligen oder abgeflachten Lithocysten mit kürzerer Spitze: *F. scabra* Forst., *ampelas* Burm.

F. Cystolithen außer in Lithocysten auch in gewöhnlichen Zellen des Hautgewebes.

a. In der Epidermis.

α. Beiderseits. *Urostigma: F. salicifolia* Vahl.

β. Nur oben. *Urostigma: F. saxophila* Bl. *religiosa* L., *Tjakela* Burm., *infectoria* Roxb. *Sycidium: F. clavata* Wall., *ampelas* Burm., *subulata* Bl.

b. Im Hypoderm der Oberseite. *Urostigma: F. populifolia* Vahl. *Sycidium: F. breviscuspis* Miq., *gibbosa* Bl.

Aus dem in den Figuren und in der Tabelle gegebenen Material lassen sich einige allgemeine Sätze gewinnen, die nur durch die Mitteilung einiger weiterer, in die Tabelle nicht aufgenommener Beobachtungen ergänzt zu werden brauchen.

Weitaus die Mehrzahl der Arten von *Ficus* ist durch den Besitz von Cystolithen ausgezeichnet. Cystolithen fehlen nur bei einer kleinen Zahl unter sich nahe verwandter Arten der Sektion *Eusyce* und sind auch bei einer afrikanischen Spezies von *Urostigma* nicht gefunden worden.

Die Cystolithen gehören immer dem Hautgewebe an. Bei allen untersuchten Materialien wurde nie ein Cystolith im Mesophyll angetroffen, während Kieselfüllungen (nicht Membranwucherungen mit Kieselimprägnation) hier gelegentlich auftreten.[1])

Gewöhnlich liegen die Cystolithen in Epidermiszellen von besonderer Größe und eigentümlicher, oft deutlich trichomatischer Form, den Lithocysten, seltener in längeren Haaren oder in gewöhnlichen Zellen der Epidermis oder des Hypoderms, das letztere nur bei einigen Arten, die auch typische Lithocysten besitzen.

Normaler Weise treten die Cystolithen in den sie beherbergenden Zellen in Einzahl auf und sind der Außenwand angeheftet. Ausnahmsweise kann aber auch eine Zelle zwei vollständig getrennte oder im weiteren Verlauf des Wachstums verschmolzene Cystolithen enthalten, oder der Cystolith kann aus der Innenwand der Lithocyste entspringen. Regelmäßig der Seitenwand angewachsen sind die Cystolithen im Hypoderm von *F. populifolia*.

Ist das Hautgewebe mehrschichtig, so unterbleibt in der zur regulären Lithocyste werdenden Zelle gewöhnlich die tangentiale Teilung, wie es auch bei den Trichomen die Regel ist, die Innenwand der Lithocyste stößt also ans Mesophyll an. Ausnahmsweise finden sich aber Lithocysten, die von Hypodermzellen unterlagert sind (vgl. Fig. 3 und 15); die zur Lithocyste „bestimmte“ Zelle hat sich hier also tangential geteilt, das äußerste Teilstück hat sich zur Lithocyste differenziert. Der umgekehrte Fall, daß typische

[1]) Vergl. Renner, l. c. p. 355.

Lithocysten in den inneren Schichten eines mehrschichtigen Hautgewebes auftreten, ist mir nicht zu Gesicht gekommen, auch Strasburger, Prakt. 3. Aufl. p. 171, erwähnt nichts. Bei Solereder[1]) ist ein solches Vorkommnis von *F. elastica* abgebildet; aber es kann sich hier nur um eine sehr seltene Anomalie handeln, wenn die Zeichnung nicht gar nach einem Schnitt angefertigt ist, der eine normale Lithocyste mit bis zur Oberfläche reichender Außenwand nicht genau median getroffen hatte. In gewöhnlichen Hypodermzellen, die nach ihrer Gestalt den Lithocysten nicht ähnlich sind, kommen dagegen Cystolithen vor, wie oben (Fig. 20) von *F. populifolia* geschildert.

Lithocysten finden sich fast regelmäßig da, wo das Hautgewebe mehrschichtig ist. Oberseits sind gut ausgebildete Lithocysten dagegen selten, wenn die Epidermis einfach ist (*F. macropoda, Pseudopalma*), unten sind sie fast immer vorhanden, bei einfachem wie mehrschichtigem Hautgewebe. Die Unterseite des Blattes ist deshalb von den Lithocysten gegenüber der Oberseite deutlich bevorzugt, wenn man die ganze Zahl der Arten betrachtet. Bezüglich des Lageverhältnisses der Lithocysten zu den Nerven ist zu bemerken, daß sie im allgemeinen die Nerven meiden, also sich in diesem Punkt umgekehrt wie die Haare verhalten. Allerdings gibt es Arten (z. B. *F. urophylla, parietalis*), bei denen die Lithocysten auf die Zellstreifen in nächster Nähe der Nerven beschränkt sind, aber sie sind doch auch hier kaum über den Nerven selbst anzutreffen. Eine Ausnahme macht dagegen *F. rhododendrifolia* (Fig. 2).

Die typischen Lithocysten sind nur ausnahmsweise, wenn sie über Nerven zu liegen kommen (z. B. bei *F. rhododendrifolia*), parallel zur Blattfläche walzenförmig gestreckt (was sie bekanntlich in vielen anderen Fällen, z. B. bei *Conocephalus*, regelmäßig sind). In normaler Ausbildung ist ihre Projektion auf die Blattfläche kreisrund oder polygonal. Dabei kann die größte Ausdehnung in die zur Blattfläche senkrechte Richtung (längliche Lithocysten von *F. elastica*) oder in die Richtung der Blattfläche fallen (abgeflachte von *F. clavata*); am häufigsten nähert sich ihre Form der Kugel.

Wo Lithocysten auf beiden Blattseiten auftreten, sind sie gewöhnlich in ihrer Ausbildungsform einigermaßen verschieden. Oben sind sie nämlich, soweit nicht deutlich trichomatisch, länglich, unten mehr oder weniger kugelig (vgl. *F. rhododendrifolia, Pseudopalma*). Man kann sich vorstellen, daß die Kugelform die zunächst „angestrebte" ist. Unterseits, im lockeren Schwammgewebe, ist diese bei bedeutendem Volumen wohl leichter zu erreichen als oben, wo das Palisadengewebe der seitlichen Ausdehnung vielleicht einen stärkeren Widerstand entgegensetzt.

Selten finden sich ungleiche Lithocystenformen auf einer und derselben Blattseite, wenn man von der weit verbreiteten Erscheinung absieht, daß die Lithocysten gegen die Nerven hin in cystolithenlose Trichome übergehen. Es sind hier nur einige Arten von *Sycidium* zu nennen, bei denen längliche bezw. kugelige dünnwandige neben abgeflachten dickwandigen Lithocysten vorkommen (Fig. 11, 12).

---

[1]) Solereder, Systematische Anatomie der Dikotyledonen. 1899. p. 869.

Die Form der Lithocysten von *F. elastica* ist eine ganz extreme und kehrt bei keiner von mir untersuchten Art wieder.

Für die nächsten Verwandten von *F. elastica*, d. h. zahlreiche Angehörige der Sektion *Urostigma*, sind Lithocysten mit viel weniger dicker, aber noch flacher Außenwand charakteristisch, wie sie von *F. rhododendrifolia* und *populifolia* (Fig. 2 bezw. 19) abgebildet sind. Bei wenigen Arten von *Urostigma* (z. B. *F. glaberrima* und *nervosa*, Fig. 4 bezw. 5) tragen die Lithocysten, wenigstens teilweise, eine kleine massive Haarspitze. Und in der Sektion *Pharmacosyce*, die mit *Urostigma* sehr nahe verwandt ist, sind nur solche Lithocysten mit Haarspitze beobachtet worden. Auch in allen übrigen Sektionen sind die Lithocysten fast ausnahmslos mehr oder weniger deutlich trichomatisch. Am häufigsten sind Formen wie in Fig. 7, *a* und *b*, 10, *c*. Abgeflachte Lithocysten (Fig. 11—14), oft ohne Cystolithen, treten nur in der Sektion *Sycidium* auf, hier aber bei den meisten Arten.

Fast überall, wo die Lithocysten deutliche Haarspitzen tragen, sind Übergänge zwischen Lithocysten und cystolithenlosen längeren Haaren aufzufinden.

Eine Beziehung zwischen Cystolithen und Epithemhydathoden, in dem Sinne, daß beiderlei Gebilde in ihrem Auftreten sich gegenseitig ausschließen, besteht nicht. Es wäre ja denkbar, daß durch die Sekretionstätigkeit der Hydathoden, die bei *Ficus* sehr verbreitet sind, kohlensaurer Kalk in Lösung aus den Blättern herausgeschafft würde, eine Aufspeicherung des Kalkes in den Cystolithen also nicht erfolgen könnte. Aber in dem von den Hydathoden ausgeschiedenen Wasser ist bis jetzt kohlensaurer Kalk in wesentlichen Mengen nie gefunden worden, und dem entspricht, daß sehr wohl in einer und derselben Epidermis Cystolithen und Epithemhydathoden vorkommen können (z. B. *F. Ribes*, *cuneata*). Ebensowenig gibt sich ein Antagonismus zwischen Cystolithen und oxalsaurem Kalk zu erkennen. Doch ist darauf hinzuweisen, daß die Lithocysten nicht notwendig gut ausgebildete Cystolithen, und die Cystolithen nicht notwendig viel Kalk führen müssen, sondern auch vorwiegend Kieselsäure enthalten können.

Wir können uns jetzt der Hauptfrage zuwenden. In den sämtlichen Sektionen, außer *Urostigma*, ist der Zusammenhang zwischen Lithocysten und Haaren unverkennbar. Wenn die Lithocysten, die große Cystolithen enthalten, auch manchmal den Trichomcharakter kaum noch in einer schwachen Andeutung erkennen lassen, so finden sich doch auch in solchen Fällen meistens kontinuierliche Übergangsreihen zu cystolithenlosen Haaren. Und in der Sektion *Sycidium* entsprechen sogar gewöhnlich die Lithocysten nicht Trichomen, vielmehr sind sie sämtlich noch Trichome, entweder von der Form eines nadelförmigen Striegelhaares, oder Trichome mit stark entwickeltem Basalteil und sehr reduzierter Spitze. Denn dieselben Gebilde können z. B. bei *F. clavata* Cystolithen enthalten oder nicht.

Solche flachen, nicht mehr haarartigen Trichome dürften in vielen Fällen der Ausgangspunkt für die Lithocystenbildung ge-

wesen sein. Im einfachsten Fall werden diese Cystoidhaare, wie ich sie nennen möchte,[1]) die mit ihren stark verdickten und verkieselten Außenwänden wohl in erster Linie mechanischen Funktionen dienen, ohne morphologische Veränderung zur Kalkspeicherung herangezogen; so bei *Ficus clavata*. Schon hier sehen wir, daß nicht alle Trichome in den Dienst der neuen Funktion treten, aber die Differenzierung liegt nur auf physiologischem Gebiet. Bei *Ficus sikkimensis* ist dann die Trennung auch im Morphologischen vollzogen: die als Lithocysten dienenden Trichome wachsen zu dünnwandigen Säcken aus, die übrigen behalten die ursprüngliche Form bei. *Ficus subulata* schließt sich ganz nahe an *F. sikkimensis* an; die Differenzierung der Trichome erfolgt im selben Sinn, aber die ursprünglich für Cystolithbildung disqualifizierten flachen Cystoidhaare werden aushilfsweise auch zur Kalkspeicherung herangezogen.

Nun werden allerdings auch die ganz spitzenlosen Lithocysten ganz allgemein bis zu beträchtlicher Größe vor der Anlegung der Cystolithen ausgebildet, und infolgedessen manchmal ohne diese, wenn die Bedingungen zur Cystolithenbildung nicht gegeben sind. Und so könnte man vielleicht daran denken, die cystolithlosen flachen Trichome von *Sycidium*, die sich von den gewöhnlichen Typen der Deckhaare doch weit entfernen, seien „sterilisierte Lithocysten", und nicht die Lithocysten „fertilisierte Trichome". Aber gegen diese Auffassung spricht die Tatsache, daß Trichome, wie sie bei *Sycidium* bald mit, bald ohne Cystolithen auftreten, im Verwandtschaftskreis von *Ficus* eine große Rolle spielen, ohne daß hier irgendwo Cystolithen vorhanden wären: unter den Artocarpeen sind sie in den Gattungen *Artocarpus* (vgl. Fig. 16), *Balanostreblus*, *Sahagunia* zu finden, unter den Conocephaleen sogar sehr häufig bei der Mehrzahl der Gattungen, bei *Musanga, Coussapoa, Pourouma*, vor allem bei *Cecropia*.

Es bleiben also nur die vollkommen spitzenlosen Lithocysten der Urostigmen übrig, bei denen Übergänge zu gewöhnlichen Trichomen meist fehlen. Hier ist eine Art wichtig, *F. glaberrima*, die durch Hypodermbildung auf beiden Seiten sich als typisches *Urostigma* ausweist und dabei unterseits stark trichomatische Lithocysten besitzt, während die Lithocysten der Oberseite ganz denen von *F. rhododendrifolia* gleichen. Nimmt man dazu noch, daß bei einigen hypodermlosen *Urostigma*-Arten und in der ganz nahestehenden Sektion *Pharmacosyce* nur trichomatische Lithocysten vorkommen, und weiter, daß umgekehrt in der Sektion *Sycidium*, in der die Cystolithhaare so weit verbreitet sind, eine Art, *F. adenosperma*, gänzlich spitzenlose Lithocysten auf beiden Seiten aufweist, so liegt der Analogieschluß nahe, daß auch der Lithocystentypus von *Urostigma* auf irgend eine Trichomform zurückzuführen ist, d. h. daß auch diese Lithocysten ihre Entstehung ursprünglich nicht der Umformung einer gewöhnlichen Epidermiszelle, sondern

[1]) Der Name hat natürlich nur Sinn in einem Verwandtschaftskreis, dem Lithocysten nicht fremd sind.

einer in ihrem Wachstumsvermögen schon selbständigen, emanzipierten Trichomzelle verdanken.

Daß die Differenzierung innerhalb der Epidermis (von den Spaltöffnungen natürlich abgesehen) überhaupt mit Vorliebe den Umweg über das typische Trichom einschlägt, ist nicht zu verkennen. Es sei zur Illustration nur noch auf einen sehr bekannten Fall hingewiesen, auf die Wasserblasen der Mesembrianthemen. Es kann kaum einem Zweifel unterliegen, daß wir in den kugeligen, oft jeder Andeutung einer Haarspitze entbehrenden Blasen von *Mesembrianthemum crystallinum* Trichome vor uns haben, deren Basalteil mächtig erweitert und so zur Wasserspeicherung befähigt ist, während der funktionslose Spitzenteil, ursprünglich das eigentliche Haar, oft vollkommen unterdrückt wird, doch oft noch als Anhängsel auf dem Scheitel der Blase erscheint. Es gibt nämlich Arten,[1]) bei denen die Blasen ihre Trichomnatur immer deutlich manifestieren, und sogar solche, die anstatt der wie Tautropfen glänzenden Blasen ein grauliches Haarkleid tragen. Als Vorläufer der Blasen weisen sich diese Haare aber dadurch aus, daß ihr Basalteil beträchtlich angeschwollen ist. Die Mesembrianthemen und ihre Verwandten besitzen also genau genommen nicht Blasen, die zur Haarbildung neigen, wie Solereder,[2]) jedenfalls ohne irgendwie zu der aufgeworfenen Frage Stellung zu nehmen, sich ausdrückt, sondern Haare, die zur Blasenbildung neigen.

Von einer allgemeinen Giltigkeit der oben ausgesprochenen Regel kann natürlich keine Rede sein. Es liegt z. B. kein Anhaltspunkt vor, die Lithocysten der Acanthaceen und Hernandiaceen oder die epidermalen Sekretzellen der Hernandiaceen, Piperaceen, Aristolochiaceen von Trichomen herzuleiten.

Ganz anders, als es im Vorstehenden geschehen ist, faßt Chareyre[3]) die Beziehung zwischen Lithocysten und Trichomen auf. Er beobachtet bei *Ficus carica* und *repens*, daß nebeneinander gut ausgebildete Cystolithen in großen, kaum mehr trichomatischen Lithocysten und kleine Cystolithen in längeren Haaren vorkommen. Und nun begnügt er sich nicht damit, zwischen diesen Formen den ideellen Zusammenhang zu konstatieren, dem nur bei phylogenetischer Betrachtung in gewissem Sinn Realität zuzuschreiben wäre, sondern er sieht in den verschiedenen Formen die Stadien einer in der Ontogenie vor sich gehenden Entwicklung. Jede Lithocyste wird nach seiner Auffassung als Haar angelegt; dann bildet sich im Lumen des Haares eine cystolithische Wucherung, das Haar resorbiert sich langsam von der Spitze her, und der sich vergrößernde Cystolith wird abwärts geschoben. Sich von diesem Vorgang eine genauere Vorstellung zu machen, scheint Chareyre nicht versucht zu haben, sonst hätte er z. B. fragen müssen, was bei dieser fortwährenden Einschmelzung der Spitze aus der Kutikula

---

[1]) Die Aufzeichnungen über die untersuchten Gewächshausmaterialien sind verloren gegangen.

[2]) Solereder, Systematische Anatomie der Dikotyledonen. 1899. p. 469.

[3]) Chareyre, Nouvelles recherches sur les cystolithes. (Revue sci. nat. Montpellier 1884. p. 586.)

wird. Natürlich kommt diese veritable Umwandlung von Cystolithhaaren in typische Lithocysten nicht vor. Chareyre hat sich wahrscheinlich durch das Auseinanderweichen der Haare beim Flächenwachstum des Blattes[1]) eine absolute Verminderung der Zahl der Haare vortäuschen lassen. Was Chareyre für die Lithocysten vom Typus von *Ficus elastica* selbst angibt, nämlich, daß hier eine Abkürzung der Entwicklung, ein Ausfallen des Haarstadiums vorliege, das gilt für sämtliche nicht mehr stark trichomatische Lithocysten und ebenso für die Cystoidhaare. Die „primitiveren" Stadien dieser abgeleiteten Trichomformen sind in der Phylogenie, nicht in der Ontogenie zu suchen. Eine Resorption von Trichomen gibt es nicht.

Als Hauptresultat der Untersuchung hat sich ergeben, daß deutlich trichomatische Lithocysten in der Gattung *Ficus* viel häufiger sind als absolut spitzenlose, daß unter den atypischen spitzenlosen Formen die extremste, am weitesten abgeleitete Modifikation bei *Ficus elastica* zur Erscheinung kommt, und daß sämtliche Lithocystenformen, soweit sie nicht mehr geradezu Haare sind, sich mit einiger Wahrscheinlichkeit teils von haarförmigen, teils von schon modifizierten Trichomen herleiten lassen.

München, Botanisches Museum,
Herbst 1906.

---

[1]) Vgl. Renner, Zur Morphologie und Ökologie der pflanzlichen Behaarung. (Flora. Bd. 99. 1908. p. 127.)

A morphological Study of Juniperus communis var. depressa[1]

by

George E. Nichols,

Instructor in Botany in the Sheffield Scientific School of Yale University.

With 4 figures and plates VIII—XVII.

During recent years considerable attention has been given by a large number of investigators to the morphology of different gymnosperms, so that at the present time the number of living genera which have not been worked on to some extent is comparatively small. Exhaustive studies, however, have as yet been made in only a few cases. At the time when the present work was projected (1906) practically the only accounts dealing with the sporangia, gametophytes, fertilization, and embryo in any one gymnosperm were those of Coker (1903b) on *Taxodium,* and of Miss Ferguson (1904) on *Pinus.* Norén (1904) and Sludsky (1905) had already published short preliminary papers dealing with the morphology of *Juniperus communis,* but no investigations of this species based on American material had ever been made. Since there seemed to be considerable doubt among systematic botanists as to the identity of the European *J. communis* with the American var. *depressa,* it was thought worth while to make a detailed morphological investigation of the American form.

Material and methods.

The writer is indebted to Dr. P. A. Rydberg for confirming his determination of the plants from which material for study was collected. Dr. Rydberg writes: "It is *Juniperus communis depressa* of Gray's Manual. This has been referred both to *J. communis* and *J. sibirica (= J. nana).* I think, though, that it is distinct from the typical forms of both species, but I am in doubt whether it should be referred as a variety to either of them or be regarded as a distinct species." It will be seen by a comparison of the

[1]) A thesis presented to the Faculty of the Graduate School of Yale University, June 1909, in candidacy for the degree of Doctor of Philosophy.

writer's results with those of Norén that the cytological phenomena in the American variety resemble in most important respects those in the European form.

Collections of material were made near New Haven, Connecticut during the years 1906, 1907, and 1908. The frequency of collections and the manner of treating the material varied somewhat. Staminate cones and first year ovules were collected at intervals of from two days to a week and placed directly in the killing fluid. The younger second year ovules were collected every one or two days and split lengthwise with a sharp knife before treating with reagents. After the development of a firm integument it was found necessary to carefully dissect out the nucellus before immersing it in the killing fluid. Collections were made daily after the appearance of archegonia. In the later stages material was killed and fixed in the field, but in the earlier stages this was usually done in the laboratory. Material brought indoors and kept in water for not more than a week appears to develop normally. Various killing and fixing solutions were tried, and excellent results were obtained with the modification of Flemming's chrom-acet-osmic fluid recommended by Mottier (1897). The writer expresses his thanks to Prof. Alexander W. Evans, at whose suggestion this work was undertaken, for his helpful criticism and kind advice.

The microsporangium.

Development of the microspore mother cells. — Hofmeister (1848) describes the microsporangium of *Pinus maritima* as being in the spore mother cell condition in November, and this seems to be the first published reference to the development of this structure among the Gymnosperms. Goebel (1881) makes several observations in regard to the development of the microsporangia in this group, and in *Pinus* traces back the archesporium to a single hypodermal cell. In *Thuja (Biota)*, which he cites as typical of the *Cupresseae*, he finds that the archesporium is likewise of hypodermal origin, but whether it arises from one or several cells he does not make out. He also makes the statement, later upheld by Coulter and Chamberlain (1901) and other recent writers, that in all important respects the development of the microsporangium in the Gymnosperms follows the same course as in the eusporangiate pteridophytes. In the cycad *Stangeria* Lang (1897) finds that the sporogenous cells "are derived by periclinal division from cells of the sub-epidermal layer". A similar origin is reported by Coker (1903 b) in *Taxodium*, and Coulter and Land (1905) are of the opinion that in *Torreya* the archesporium arises from a hypodermal cell.

The staminate cones of *Juniperus communis* var. *depressa* become recognizable late in the summer and pass the winter in a more or less rudimentary condition. In material collected November 28th it is in most cases impossible to distinguish vegetative leaves from sporophylls, and many of the latter do not begin to

develop until the following season. The earliest stages to be described are from material collected February 11th and kept indoors for two days. The differentiation of the tapetum and inner layer of the sporangium wall from the sporogenous complex takes place during the first week in April. A prolonged period of growth then follows, accompanied by cell division, culminating about May 1st in the formation of the microspore mother cells.

During the winter the lower part of the sporophyll is composed of meristematic cells of uniform size and structure, while the upper portion is already occupied by large vacuolate cells containing numerous compound starch grains. The latter are conspicuous in many of the vegetative cells of the sporophyll until shortly before pollination. The archesporium first becomes recognizable as a plate of radially elongated hypodermal cells, four to six in number when viewed in longitudinal section (fig. 5). Structurally there is little to distinguish them from the adjacent sterile cells save their somewhat denser cytoplasm. This layer soon divides by periclinal walls (fig. 6), and the archesporium continues to increase in size by the growth and division of its cells without any differentiation becoming apparent. By the time the stage shown in fig. 7 is reached the archesporium is without difficulty distinguishable from the vegetative tissue of the sporophyll through the denser contents of its cells, while the base of the sporophyll has begun to bulge slightly in the region where the microsporangium is being developed.

After a considerable mass of cells has been formed those of the outer layer divide, and two layers of tabular-shaped cells are cut off, which completely enclose a central mass of cells (fig. 8). The latter may be termed the primary sporogenous cells, since after a period of further growth and division they give rise to the spore mother cells. The inner of the two enveloping layers becomes the tapetum, while the outer layer develops into what is usually termed the inner layer of the sporangium wall. This latter layer, if viewed in a not quite mature sporangium, does appear to be a part of the wall, since, after the breaking down of their contents, the crushed cells form a thin layer which is closely appressed to the outer layer of the wall (figs. 11, 12). Morphologically, however, it is more closely correlated to the tapetum, both tissues being derived in the manner described above from the archesporium, while the outer layer of the wall has quite a different origin, as will be seen presently. Moreover the subsequent history of this layer shows that physiologically also it is a sort of accessory tapetum, contributing nourishment to the developing spores and eventually disappearing entirely. An analogous case has been noted in *Stangeria* (Lang 1897) where the inner layers of the wall are disorganized during the growth of the microsporangium, and similar conditions are found in other Gymnosperms.

Soon after the differentiation of the tapetum and the inner wall layer from the sporogenous cells the majority of the sterile cells in the lower part of the sporophyll become vacuolate. Certain

epidermal cells, however, which are in direct contact with the wall layer remain in an embryonic condition, dividing by anticlinal walls to keep pace with the now rapidly enlarging sporogenous mass, and these eventually give rise to the one-layered wall of the mature sporangium. At first these cells are scarcely distinguishable from those of the archesporium, but they may be recognized by their position and prismatic shape. This derivation of all or a part of the sporangium wall directly from the epidermal layer is of universal occurence among gymnosperms and is in marked contrast to the conditions found among the Angiosperms where the epidermis plays no important part in the formation of the wall of the mature pollen sac.

The microsporangium now increases enormously in size, rounds out, and becomes easily visible to the naked eye. The sporogenous cells continue to grow and divide actively until shortly before synapsis, but cell division in the two wall layers soon stops. The cells of the outer wall layer for a time enlarge and develop large vacuoles which become filled with some amorphous substance, presumably of a resinous character, while the cells of the inner wall layer cease to grow and, in consequence of the pressure from within the sporangium, become stretched and flattened, and their nuclei and cytoplasm disorganize, so that by the conclusion of the reduction division the cells are usually crushed and structureless.

The cells of the tapetum continue to divide by anticlinal walls until shortly before the maturity of the mother cells. Growth still goes on in them after the cessation of division, vacuoles appear, and they may be distinguished from the sporogenous cells by their paler color and smaller nuclei. The tapetum attains its maximum development during the cell divisions which precede spore formation and disorganizes rapidly after the formation of the pollen, disappearing entirely before pollination (figs. 9—12).

During the brief period of rest which precedes synapsis (fig. 9), the mother cell complex appears as a compact mass of thin-walled, polyhedral cells with large nuclei and dense protoplasmic contents. As noted by Norén (1907), the mother cells are comparatively small — about 22 μ in diameter — and their nuclei rarely exceed 12 μ. It is therefore difficult and sometimes impossible to follow with certainty many of the complex nuclear phenomena which characterize the heterotypic division. For research along these lines *Larix* and *Pinus* have been the favorite objects among the conifers, for in these genera the nuclei of the pollen mother cells are from 25 to 35 μ in diameter.

The nucleus of the mother cell (fig. 15) possesses a well defined membrane and a reticulum consisting of deeply staining, knot-like masses connected by inconspicuous, lightly staining threads, the whole forming an irregularly anastomosing network. Concerning the nucleus at this time Norén (1907, p. 8) writes: "Wir sehen die Chromatinkörner zu sehr kleinen, scharf begrenzten Körpern gruppiert, die meistens paarweise auf kurzen Lininfäden sitzend hauptsächlich in der Peripherie des Kerns gelegen sind." If such

a pairing of the chromatic material is present in the nucleus of the resting mother cell of the form under consideration the writer is unable to make it out. Nor is it possible to recognize in the nucleus, either at this time or during the subsequent stages leading up to the formation of microspores, a sharp distinction between chromatin and linin, such as is present in the nucleus of the body cell just before its division. In view, however, of the small size of these nuclei this fact by no means precludes the probability that such a differentiation may be present.

One or more large nucleoli are conspicuous in the nucleus. The cytoplasm is uniformly distributed through the cell, and in most cases presents merely a granular appearance; but in well prepared sections a distinct alveolar structure is evident, the contour of the non-staining "alveolar spheres" being outlined by the thickly scattered microsomes (see Wilson 1900, p. 46). Minute, glistening granules of starch are present in the cytoplasm, and these are more or less prominent during the succeeding stages of development.

Tetrad division. — The behavior of the chromatic material in the nuclei of the microspore mother cells during the early prophase of the heterotypic division is very similar to that described by Allen (1905) in the pollen mother cells of *Lilium canadense*. As the nucleus approaches synapsis the finer threads of the chromatic network are drawn in, the material of the knots shows a tendency to become distributed along the coarser connecting strands, and the reticular structure gradually gives way to a series of more or less united, lumpy bands. At the same time it becomes evident, as shown in figs. 16 and 17, that in many places separate strands or masses of chromatin have come to lie alongside one another. Sometimes they approach so close that they appear to have united, but again it can be made out that there are two distinct strands lying side by side. Coincident with these changes the chromatin begins to aggregate toward the central region of the nucleus, and a heaping up of the nuclear materials begins. This continues until a mass of tightly interwoven strands is formed which moves to one side of the nuclear cavity and assumes a position close to the nuclear membrane (fig. 18). Just what conditions prevail during synapsis it is impossible to make out with certainty. Occasionally, however, threads are found which project out from the almost homogeneous mass, and from the appearance of these, and in view of the preceeding and subsequent phenomena, it may be inferred that there is present at first a series of double threads, and that toward the close of synapsis these coalesce and unite end to end to form a single bivalent spirem. There appears to be no rule as to which side of the nuclear cavity the synaptic mass occupies (fig. 10). The nucleoli in most cases protrude from the chromatic ball and occasionally are entirely extruded, but they never exhibit the flattened appearance described by Allen (1905).

Considerable theoretical interest is attached to the view held by several eminent cytologists, among them Berghs (1904, 1905), Allen (1905), and Overton (1905), that there is a presynaptic

pairing of the maternal and paternal elements of the chromatin, followed during synapsis by their apparent fusion. Miss Ferguson (1904) and Lewis (1908) are unable to find such procedure in the microspore mother cells of *Pinus* and *Thuja* but maintain that there the reticulum of the nucleus contracts directly into the synaptic condition. Lewis finds occasional paired threads but attaches no special significance to them. The writer's observations, however, have led to the conclusion that in the species under discussion a presynaptic pairing does take place.

The nuclei remain in synapsis for five or six days. Emerging from it they undergo the heterotypic and homotypic divisions, and within a week the tetrads have formed and have given rise to the microspores. The ripening of the pollen takes about two weeks, and pollination occurs about May 25th.

Toward the close of synapsis the tightly interwoven threads begin to loosen up, and the mass of chromatic material gradually resolves itself into a slender, somewhat roughened spirem of uniform thickness, which twists and coils throughout the nuclear cavity (figs. 19, 20). The nucleus at this period bears a striking resemblance to the homologous stage as figured in *Drosera* by Berghs (1905, fig. 8), and no trace of the bivalent nature of the spirem can be detected. As soon as the spirem has become completely disentangled it begins to shorten and thicken, and it can be seen in places that different portions of the thread are in contact (fig. 21). Miss Ferguson (1904) finds that in *Pinus* neighboring portions of the thread meet and fuse, and Norén (1907) states that in *J. communis* the conditions are similar. That parts of the spirem should touch one another is unavoidable, but a careful examination has led to the conclusion that there is no actual coalescence at the points of contact and that the chromosomes arise, not from an "incompletely reticulated structure", but from a continuous spirem.

A longitudinal splitting of the thick spirem soon becomes apparent, and there seems to be no reason for not assuming that the adjacent threads thus formed represent merely a reseparation of the chromatic elements which have been actually or seemingly fused during synapsis. Almost simultaneously transverse breaks appear, so that the spirem becomes divided up into a number of double segments which are arranged end to end (fig. 22). Whether the number of segments formed at this time corresponds with the reduced number of chromosomes found during the later stages of the heterotypic division cannot be stated with certainty, but subsequent steps make this conclusion seem extremely probable. The end to end arrangement of the segments is of short duration, and the nucleus rapidly passes into the condition known as 'diakinesis', the segments becoming variously oriented but for the most part lying in the peripheral region of the nucleus (fig. 23). These segments now represent the bivalent chromosomes of the heterotypic division, and their double nature can readily be made out in well stained preparations. The two halves usually lie side by side

and in close contact, either parallel or twisted around each other corkscrew-fashion, but frequently they are in contact at only one or two points.

Coincident with these nuclear metamorphoses, changes have been taking place in the cells themselves. They have lost their angular shape and compact arrangement and have become more or less separated from one another (fig. 11). This separation is apparently brought about by the dissolution of the middle lamella of the mother cell in the manner described by Strasburger (1882). Allen (1905) reports an interesting process in connection with the separation of the pollen mother cells in *Lilium canadense*. There the wall of the mother cell dissolves, leaving the cells protected only by a plasma membrane, and subsequently an entirely new wall is developed about the cell. In *Juniperus*, immediately after the separation of the mother cells, the wall appears very thin, but at all times places may be found where the cytoplasm has shrunk away from the surrounding membrane, which would hardly be true if the cells were surrounded merely by a differentiated layer of cytoplasm.

Up to this time the cytoplasm has exhibited a fairly uniform alveolar structure. As the nucleus emerges from synapsis, however, a fiber-like, radial arrangement of the cytoplasmic materials is faintly discernible (fig. 20), similar to that figured in the pollen mother cells of *Lilium* by Mottier (1897, fig. 3), and in *Larix* by Allen (1903, fig. 6). Shortly before diakinesis there is evident a concentration of the cytoplasm toward the nucleus, and by the time the segmentation of the spirem has taken place the nucleus is enclosed by a dense granular layer, while toward the periphery of the cell the cytoplasm has become thin and stains very lightly (fig. 21). This dense layer of cytoplasm around the nucleus doubtless represents the 'felted' structure described in *Larix* by Belajeff (1894), Strasburger (1895), and Allen (1903), but on account of the small size of the cells it is impossible to ascertain definitely its nature here. Occasional indications are seen, however, of a fibrous structure like that described by the above mentioned authors.

The nuclear membrane, which until now has been sharply outlined, disappears soon after the formation of the 'felt', and the dense cytoplasmic layer appears to press into the nuclear cavity. The origin of the spindle fibers, however, cannot be clearly demonstrated. Osterhout (1897) and Mottier (1897) find that during diakinesis, in the species which they studied, fibers of unmistakably nuclear origin become attached to the chromosomes. But a careful study of the chromosomes of *Juniperus* before the dissolution of the nuclear membrane has failed to reveal any such structure, and it is impossible to state whether the spindle fibers are derived entirely from the cytoplasm or whether they originate partly within the nucleus.

The spindle when first formed is multipolar (fig. 24), but rapidly resolves itself into a multipolar diarch (fig. 25), and

before the initiation of metakinesis becomes distinctly bipolar (fig. 26). The chromosomes, which after the disappearance of the nuclear membrane have become crowded together, are rapidly oriented toward the nuclear plane and assume a position approximately perpendicular to the axis of the spindle. In this position it is possible, in sections cut perpendicular to the spindle axis, to count twelve chromosomes, which represent the reduced number characteristic of the gametophyte (fig. 27). In the megaspore mother cell of the European *J. communis* Norén (1907) finds only eleven chromosomes. It is not surprising, however, that there should be a divergence of opinion on this point, since not only are the objects under consideration very minute, but even in sections which are favorably cut and stained the chromosomes are crowded and usually appear to overlie and merge into one another, so that their accurate enumeration is extremely difficult, nor is it impossible that the number in var. *depressa* differs from that in the European form. In view of Norén's results a careful recount was made, but although cases are frequent where only eleven can be seen, in some instances at any rate it was determined with considerable certainty that there are twelve chromosomes.

The chromosomes are short and thick, but as they lie in the equatorial plane the various L, V, X, Y, and O forms characteristic of the heterotypic division are often recognizable. The spindle fibers are attached at or near the inner ends of the daughter chromosomes, and their separation begins at this point. During the anaphase the daughter chromosomes are drawn apart and as they approach the poles it can be seen that they have undergone a second longitudinal fission (fig. 28). Just what significance should be attached to this fact is doubtful, but in the light of subsequent events it seems hardly possible that the segments formed at this time are homologous with those of the homotypic division, as is maintained by Strasburger (1900). At the poles the chromosomes come together and form a seemingly homogeneous, lumpy mass in which no structure can be made out (fig. 29).

The reconstruction of the daughter nuclei is apparently brought about without the formation of a definite spirem, in a manner similar to that described by Lawson (1903) and elaborated by Gregoire and Wygaerts (1904). Lacunae appear within the mass of chromosomes, increase in size, flow together, and force the surrounding chromatin outward (fig. 30). Alveoli then divide the chromatin into smaller masses, until there is formed eventually a well developed resting nucleus in which the identity of the individual chromosomes is completely lost (fig. 31). Miss Ferguson (1904) finds that in *Pinus* the chromosomes unite end to end and form a definite spirem which in turn gives rise to the reticulum of the daughter nuclei. There is no stage, however, in the organization of the daughter nuclei in *J. communis* where a continuous spirem can be recognized. The nuclei are spheroidal, somewhat broader than long and slightly flattened on the equatorial surface.

They possess a rather coarse reticulum and have a distinct nucleolus. The development of resting nuclei at the close of the heterotypic division has been described in *Larix* (Strasburger 1900), *Taxodium* (Coker 1903b), *Pinus* (Ferguson 1904), *Juniperus* (Norén 1907), and *Thuja* (Lewis 1908).

During the telophase (fig. 30) the spindle fibers are conspicuous as a barrel-shaped mass extending between the two daughter nuclei, and in many cases thickenings of the fibers in the equatorial plane give indications of an ephemeral cell plate, such as occurs in *Larix* (Strasburger 1895), and occasionally in *Pinus* (Ferguson 1904). Coker (1903b) reports that in *Taxodium* a cell plate is produced which extends entirely across the cell and persists throughout the second division. In *Juniperus*, however, the cell plate entirely disappears before the initiation of the homotypic division.

In the brief period of rest which succeeds the heterotypic division the daughter nuclei grow considerably in size, but within a short time the finer meshes of the reticulum are again drawn in, and a coarse, more or less anastomosing structure is produced which gives rise to the chromosomes of the homotypic division. If a spirem is formed, it is poorly defined and irregular. The spindles of the first division now disappear, new spindles are formed, and the nuclear membrane is lost sight of. As in the previous division, the chromosomes become oriented at the equator (fig. 32), longitudinal splitting takes place, and the granddaughter chromosomes are drawn toward their respective poles (figs. 33, 34) where the organization of the granddaughter nuclei is brought about. The nuclei thus formed are at first very small — about 7 μ in diameter — with a reticulum consisting of granular masses of chromatin united by finer strands.

As noted by Coulter and Chamberlain (1901) in *Pinus*, the division just described may be either tetrahedral or bilateral (figs. 33, 34). The former method is more prevalent, but bilateral division is of frequent occurence. The successive development of different microspore mother cells in the same sporangium, observed by these authors and others in various conifers, is very noticeable in *Juniperus*, especially during the stages intervening between synapsis and the formation of tetrads where one step follows another with comparative rapidity (fig. 11). The sporangia at the apex of a cone are invariably further along in their development than those at the base.

Development of the microspores. — Miss Ferguson (1904) has made some very interesting observations in connection with the formation of the microspores in *Pinus*. She finds that "the wall of the microspore mother-cell increases markedly in thickness, and its protoplasmic contents is separated into four compartments by prominent cross walls which are continuous with the inner portion of the mother-wall. The microspores are then developed, each in its own particular chamber of the mother-cell." Norén (1907) reports that in *J. communis* a division of the

protoplasm of the mother cell into four parts takes place, and the cytoplasm which surrounds each of the nuclei encloses itself with a thin cell membrane, but that no thick walls, like those described by Miss Ferguson, are formed. From the following account, however, it will be seen that the conditions in var. *depressa* are remarkably similar to those in *Pinus*. That these features have not been more frequently observed may be accounted for by the fact already pointed out by Miss Ferguson that the thickened walls usually react very poorly to stains.

The structure of the microspore mother cell at the completion of the homotypic division is shown by fig. 35. The four nuclei of the tetrad are connected with one another in all directions by kinoplasmic fibers. Some of these represent connecting fibers which were in the spindle of the homotypic division, and which have not yet disappeared. Others, however, arise de novo from the cytoplasm, and to all appearances these are exactly like the true spindle fibers. The fibers soon become thickened at the equatorial planes, giving rise to the six cell plates which separate the four nuclei (fig. 36). Another important change, however, has already taken place in the mother cell. During the anaphase of the homotypic division there begins to appear in the peripheral region a transparent, homogeneous layer which stains bluish with gentian violet (figs. 33—35). This becomes thicker, and when seen in section appears as a broad band entirely surrounding the protoplasmic contents of the cell. That this layer represents merely the swollen inner wall of the mother cell seems doubtful, for it appears very intimately related to the enclosed protoplasm, which by this time has shrunk away from the mother wall. It seems rather to be an entirely new wall developed in anticipation of the formation of microspores. The cell plates now split, and walls are laid down in the usual manner (fig. 37). These walls then apparently swell, become continuous with the thick enveloping wall (fig. 38) and assume the same reaction toward stains. In this manner the cells of the tetrad become separated from one another and from the outside by a thick, transparent wall, while the original mother cell membrane, already very thin and distorted, gradually disorganizes. The cells of the tetrad, while still enclosed by this thickened layer, begin to form the walls which are present in the mature microspore. These are sometimes evident in places where an enclosed cell has become separated from the thickened wall. The pollen grains are eventually liberated by the dissolution or breaking down of the enveloping wall.

There can be little doubt that the peculiar structure described here, and found in *Pinus*, is in the nature of a cell wall and is not merely a viscid or liquid substance, and an examination of living material of *J. communis* fully confirms the observations made on fixed and stained preparations. Yet while in *Pinus* it "is left behind as a definitely outlined wall after the escape of the spores" and "the empty mother-cell with its four chambers is often met with", in *Juniperus* it is not of such a permanent character

but disintegrates rapidly after the release of the pollen grains, conveying the impression that it is composed of some gelatinous substance. Incidentally it may be noted that similar thickened walls have been observed by the writer in the living pollen mother cells of *Picea excelsa*, and, as Miss Ferguson intimates, it is probable that these structures are of general occurrence throughout the higher plants.

During the time which intervenes between the formation of tetrads and pollination the spores round out and increase in size at the expense of protoplasmic material derived mainly from the disorganizing tapetum and inner layer of the sporangium wall. The mature pollen grain (fig. 39) is approximately spherical, about 20 μ in diameter, and possesses a thin, transparent intine and a slightly thickened, pigmented exine. The cell contains a single centrally situated nucleus, and scattered through the cytoplasm, often nearly obscuring the nucleus, are an abundance of large, usually compound starch grains.

In regard to the presence of prothallial cells, such as occur in many Gymnosperms, it may be stated with almost positive certainty that these structures are never formed in the *Cupresseae*. That this is true of *Juniperus* was first pointed out by Strasburger (1892). The material studied by the writer shows two peculiar features which at first sight suggest the presence of a prothallial cell. It is observed that shortly after their formation many of the spores contain two nuclei. A thorough search, however, fails to reveal any indication of mitotic figures, such as would be expected had both nuclei arisen in the pollen grain by the division of the primary nucleus. Moreover the two are apparently alike in every respect, while the spores themselves are invariably somewhat larger than the normal and are frequently constricted at the middle. In view of these facts it seems probable that the binucleate condition is brought about by the failure of a cell wall to develop between two nuclei of a tetrad, and that a consequent twinning of two microspores results. In the same sporangia with these abnormal pollen grains are found others in which there appears what might easily be mistaken for a disorganizing prothallial cell, — a dark, lenticular structure, seemingly closely appressed to the wall of the cell. But there is little doubt that this is merely an artificial condition induced by a slight invagination of the spore wall.

The primary nucleus of *Juniperus* undergoes no division until after pollination. In this respect *Taxus, Cupressus* and *Juniperus* differ from all other Conifers, so far as is known.

The wall of the mature microsporangium is composed of a single layer of prismatic cells which are elongated in a direction parallel to the slit by which the anther dehisces. A thin layer of cytoplasm lines the cell walls, and the nucleus in many cases has not yet disorganized. The cell walls are comparatively thin, but on the lateral walls are rib-like bands of thickening (figs. 13, 14) which stain bluish with cyanin, while the wall itself is erythrophilous.

Pollination.

At the time of pollination the micropyle of the ovule is wide open (fig. 1), and "from each orifice there is exuded a minute globule of clear, shining liquid which rests like an irridescent bubble on the tip, and serves to catch the pollen and conduct it to the nucellus within" (Jack 1893). Here the microspores usually lodge in the irregular, saucer-shaped depression produced by the partial breaking down of the superficial cells of the nucellus, and within a few days the micropylar canal is almost completely closed by the growth of the inner layer of cells of the integument at the region near the tip of the ovule (fig. 2). Norén (1907) is of the opinion that this closure is incited by the entrance of the pollen, and he finds that in cases where extraneous pollen is present, but none of *Juniperus,* the micropyle remains open, an observation which the writer can confirm.

The male gametophyte.

Development of the pollen tube. — As first noted by Hofmeister (1851), a little over twelve months elapses between pollination and fertilization. A similar prolonged period of growth is characteristic of the male gametophyte in *Pinus* and *Cephalotaxus,* but in the majority of Gymnosperms, among them *Juniperus virginiana,* only a few weeks or months intervene between pollination and fertilization. Sludsky (1905) maintains that in *J. communis* also the development of the male gametophyte is completed in a single season, but the investigations of Norén (1907) and of the writer prove conclusively that this is not the case.

In the material studied, no microspores were found which showed the primary nucleus in the act of dividing. This division takes place within a week after the pollen reaches the nucellus and results in two nuclei slightly different in size from one another, the smaller of which — the generative nucleus — immediately becomes invested with a dense layer of cytoplasm and is separated from the protoplasm of the cell by a thin plasma membrane or 'Hautschicht'. Soon after this division the exine of the microspore is ruptured, usually on the side toward the nucellus, and the intine is pressed outward (figs. 40, 41). The growth of the pollen tube proceeds rather slowly throughout the summer months and then ceases altogether until the following spring. During this period of activity the tube presses into the tissue in the upper part of the nucellus, disorganizing the cells with which it comes in contact, and branches somewhat, thus anchoring itself firmly (figs. 42, 43). Frequently the tube wanders across the top of the nucellus before penetrating it, and in many cases, after forcing its way into the nucellar tissue, the tube turns sharply and grows for some distance in a horizontal direction. During the first season's growth the vegetative nucleus occupies a position a short distance from the growing end of the tube, while the generative cell lies close against

the wall of the spore (figs. 40—42). This cell is at first lenticular, but toward the close of the summer it rounds out and becomes spherical, thus separating more or less from the spore wall. The male gametophyte passes the winter in the condition represented by fig. 43.

Activity recommences early in the spring when the tube nucleus moves down toward the tip of the pollen tube (fig. 44), where it becomes surrounded by a dense mass of cytoplasm. The lower portion of the pollen tube now undergoes a marked increase in size, enlarging in all directions at the expense of the adjacent sporophytic tissue, but there is no marked growth in length until after the division of the generative cell which occurs late in April.

Fig. 45 shows the spirem of the division by which the stalk and body nuclei are produced, but none of the later phases were seen. The division is consummated very rapidly. Fig. 46 is drawn from a pollen tube in the same pollen chamber as that from which fig. 45 is taken and represents the two resulting nuclei. The smaller of the two is the nucleus of the body cell, the larger is the stalk nucleus. The phenomena which follow the division of the generative cell in the conifers present certain differences, as described by various writers. Belajeff (1893) and Strasburger (1892) report that in *J. communis* and *Thuja* respectively two cells of unequal size are formed, the larger of which, the stalk cell, degenerates. Coker (1903 b) describes a similar condition in *Taxodium*. In *Sequoia* (Lawson 1904 a) and in *Saxegothaea* (Norén 1907), on the other hand, immediately after the division of the generative cell the nuclei of the stalk and body cells lie free in a common cytoplasm. In *Sequoia* the body nucleus soon becomes invested with a dense zone of cytoplasm and develops a distinct membrane, but at no stage is there a distinct stalk cell. The observations of the writer show that in the species studied the two nuclei likewise at first lie free in the cytoplasm of the tube, and that a true stalk cell is not formed. Doubtless a closer examination of this phase in other *Cupresseae* will show similar conditions.

Very soon after their formation the stalk and body nuclei pass down toward the tip of the tube, the stalk nucleus usually in advance. The tube nucleus, which has meanwhile wandered back toward the upper end of the tube, meets the two nuclei about midway, and they pass down the tube together (fig. 47). The three are easily distinguished at this period, the stalk nucleus being somewhat larger than the body nucleus and slightly smaller than the tube nucleus, while there is usually a similar difference in the size of their nucleoli. By the time they have come to rest in the swollen tip of the tube, the body nucleus has become surrounded by a dense zone of cytoplasm and is cut off from the surrounding protoplasm by a definite membrane (fig. 48). Concomitantly with this condition in the male gametophyte, the megaspore, which has begun to germinate, is in the four nucleate stage.

For a time the further growth of the pollen tube toward the female gametophyte proceeds very slowly, so that four weeks later it has penetrated scarcely more than a third of the distance from the tip of the nucellus to the embryo sac. Simultaneously with the appearance of the archegonium initials in the female prothallium, however, the pollen tube commences to force its way rapidly through the nucellar tissue, crushing and disorganizing the cells of the nucellus with which it comes in contact, and in a few days enters the archegonial chamber where its tip presses up close to the archegonium complex (fig. 91). Lawson (1907 b) states that in the *Cupresseae* the contents of the various tubes are discharged into a common archegonial chamber. While this may be true in some cases for *J. communis*, repeated observations of instances where more than one pollen tube have entered the archegonial chamber show that as a rule the male elements continue to be enclosed in their respective tubes until the discharge of the male cells into the egg. Throughout the period which has just been described the body cell and the two vegetative nuclei are found close together near the lower end of the tube (figs. 48—51). The stalk and tube nuclei enlarge somewhat and become so nearly alike that it is impossible to distinguish one from the other, while the body cell increases enormously in size and, just previous to the formation of the male cells, attains a diameter of about 60 μ.

The presence of a distinct delimiting membrane about the body cell in gymnosperms was apparently first noted by Hofmeister (1851) in *Juniperus sibirica*. It has since been described in *J. communis* by Belajeff (1893), Norén (1904, 1907), and Sludsky (1905), and appears to be a characteristic feature in all the *Cupresseae* thus far studied. A similar structure is found among the *Taxeae*, and in *Sequoia*. Among the *Podocarpeae*, on the other hand, a membrane is present about the young body cell of *Dacrydium* (Young 1907), but soon disappears, while such a structure is apparently entirely absent in *Podocarpus* (Coker 1902), *Saxegothaea* (Norén 1908), and *Phyllocladus* (Kildahl 1898). Among the *Abieteae* the body nucleus is surrounded only by a dense zone of cytoplasm which may include also the stalk and tube nuclei. In the cycads and *Gingko* a membrane is always present.

The demonstration of blepharoplasts in the body cells of the Gingkoales and Cycadales suggested the possibility that some traces of cilia-forming organs might exist among the Coniferales and Gnetales. A careful study, however, of a large number of body cells in *J. communis depressa*, in all stages of development, has failed to reveal any structures which appear to be definitely homologous with blepharoplasts. As in the other *Cupresseae*, the body cell is densely packed with starch. A radiate structure of the cytoplasm has been described by Coker (1903 b) in *Taxodium*, and by Norén (1907) in *J. communis*, but has not been observed by the writer.

The division of the body cell. — The division of the body cell to form the male cells takes place about four days after the pollen tube enters the archegonium chamber, and less than three days before fertilization. As pointed out by Coker (1903 b) in *Taxodium*, this division usually occurs almost simultaneously with that of the central cell of the archegonium. Ordinarily two male cells, equal or nearly so in volume, and bounded by definite membranes, are formed, as described in the European form by various observers. These cells are at first hemispherical and lie close together (figs. 58, 52, 91), but after separating they become approximately spherical (figs. 53, 94). A slight inequality in their size is sometimes noticeable, but there is no doubt that they are physiologically equivalent, as will be proven later. The formation of two functionally equivalent male cells is of uniform occurrence among the *Cupresseae* and in *Sequoia*. On the other hand, but one male cell (or nucleus) appears to be functional in the *Taxeae*, *Podocarpeae*, and *Abieteae*. It would seem, as suggested by Juel (1904) and Coker (1907), that the formation of two functionally equivalent male cells (or nuclei) is restricted to those genera in which one pollen tube comes in contact with, and therefore has the opportunity to fertilize, more than one archegonium.

Juel (1904) describes in *Cupressus Goweniana* a peculiar condition which has occasioned considerable discussion. Here he finds that, in contrast to the usual conditions among the *Cupresseae*, several (as many as twenty) male cells are formed in a single pollen tube. Lawson (1907 b) examined two other species of *Cupressus* and finds that there more than two male cells are never produced. He therefore regards the condition observed by Juel as "simply an interesting abnormality". Juel, however, considers this phenomenon a reversion to a primitive type and, coupling it with the fact referred to above that in this group it is possible for a single pollen tube to fertilize several archegonia, he concludes that the phylogeny of the *Cupresseae* has been different from that of the other conifers. Juel's opinion that the *Cupresseae* are descended from an ancestor in which a complex of male cells was formed is strengthened by the results of Caldwell (1907), who finds that in *Microcycas* such a condition actually exists, and that there the male gametophyte normally develops sixteen male cells. Moreover Norén (1907) describes the occurrence in the pollen tube of *J. communis* of a large body cell with three nuclei, while the writer has noted several cases in the form under consideration where more than two male cells have been formed by the division of the body cell. Fig. 54 represents an instance where four male cells have been thus produced. To be sure, such conditions are not normal, and it is probable that two of these cells always develop at the expense of the others, so that eventually only two are functional, as might be inferred from the conditions shown in fig. 94. But although the writer is not prepared to discuss the question of the probable ancestry of the *Cupresseae*, he ventures the opinion that the unusual conditions

found in *Cupressus Goweniana,* as well as those in *Juniperus communis,* are not without significance.

Since *Juniperus* is dioecious the number of pollen tubes found in the ovule depends primarily on the proximity of the staminate and pistillate plants. In the European form Belajeff (1893) and Norén (1907) find four or five pollen tubes in a single nucellus. A specimen prepared by the writer shows seven pollen tubes, all of which have reached the archegonial region and have formed male cells, so that in this case there are present at the time of fertilization fourteen male nuclei, each of which is capable of uniting with an egg.

The cytological phenomena which accompany the division of the body cell (or nucleus) to form the male cells (or nuclei) have been carefully studied in only a few Gymnosperms. Webber (1901) finds that in *Zamia* the spindle is entirely of nuclear origin, and, judging from the figures, a similar intra-nuclear derivation of the spindle would seem to be characteristic of *Taxus* (Robertson 1907) and *Ephedra* (Land 1907). A peculiar mode of spindle formation is described by Miss Ferguson (1901) in the body nucleus of *Pinus,* where the spindle is "extra-nuclear and unipolar in origin". According to Miyake (1903 a) the same type of spindle formation occurs in *Picea,* and it is perhaps characteristic of the *Abieteae.* In none of the *Cupresseae* has this phase been fully worked out. Thus far the most complete observations are those of Coker (1903 b), who establishes the fact that in *Taxodium* the spindle fibers are of nuclear origin. In *J. communis* Sludsky (1905, fig. 2) figures in the anaphase of this division a sharply bipolar spindle, the poles of which are situated near the periphery of the cell. Norén (1907) describes a condition seen shortly before the orientation of the chromosomes at the equator, but finds no indications of spindle fibers. An unsuccessful effort was made by the writer to secure a complete series of the various stages of spindle formation in var. *depressa,* but several interesting phases of this division were found which prove that, even if the spindle is not intra-nuclear throughout its history, as Sludsky's observations would indicate, it at least originates entirely within the nucleus.

As the body cell approaches division, it usually loses its spherical shape and becomes ovoid. Up to this time the nucleus has exhibited no features of especial interest. It possesses a large nucleolus, which is frequently vacuolate, and a coarse, anastomosing reticulum in which no differentiation into chromatin and linin can be made out. The reticulum now resolves itself into a slender, uniformly distributed spirem, which at first, in contrast to the conditions described in the pollen mother cell nuclei, shows beautifully a distinction between linin and chromatin very similar to that described by Allen (1905) in the pollen mother cells of *Lilium canadense* (fig. 55). The chromatin granules are very clearly arranged in pairs and are distributed at fairly regular intervals along the lighter staining band of linin. In addition to the chro-

matin and linin proper, there is evident in the nucleus a delicate protoplasmic network. The presence here of these three seemingly distinct nuclear elements in not necessarily at variance with the conditions found in the microspore mother cells, where it is impossible to make out such a differentiation, since many writers, especially among the zoologists, maintain that both "nucleus and cytoplasm have arisen through the differentiation of a common protoplasmic medium" (Wilson 1900, p. 40), and that the various elements in the cell are merely different physiological expressions of the same substance (see also Chamberlain 1899, p. 277). Fig. 56 shows a later stage in the division. The spirem has segmented into twelve slender and often twisted chromosomes, while the distinction between chromatin and linin has disappeared. At the same time delicate granular fibers have arisen in the nucleus. The chromosomes rapidly become shorter and thicker and are oriented at the equatorial plane while the fibers give rise to a blunt, multipolar diarch spindle (fig. 57), and the nuclear membrane disappears. As shown in the figures, no indications of a fibrillar structure are as yet present in the cytoplasm outside the nucleus, although Sludsky's figure would lead one to look for them. Fig. 58 represents the late telophase of this division. A cell plate has been formed extending entirely across the cell, and the connecting fibers are still evident. The nuclei have reorganized, and the chromatin appears to be in the form of small granules — the pseudonucleoli of Norén (1907) — suspended in a network of linin, as was described by Lawson (1904b) in *Cryptomeria*.

The megasporangium.

Development of the megaspore mother cell. — Norén (1907) finds in the European *J. communis* that soon after pollination a group of several cells, the archesporium, becomes recognizable in the lower portion of the nucellus, one of which becomes the megaspore mother cell. The non-functioning archesporial cells give rise to the tapetum, which surrounds the developing embryo sac and persists until after the formation of the endosperm. The tetrad divisions take place early in the year following the appearance of the archesporium and generally give rise to three cells, one of which is the functional megaspore. During the first of these divisions a reduction in the number of chromosomes is effected in the same manner as in the microspore mother cells.

The buds which give rise to the pistillate flowers in var. *depressa* are formed during the latter part of the growing season which precedes pollination. They are borne in the axils of the leaves on branches of the same year. In material collected less than five weeks before pollination it is impossible to distinguish vegetative from flower buds, but four weeks later (May 19) the ovules have begun to develop and present the appearance shown

in fig. 1. The integument is well defined, and the nucellus is composed of a mass of cells among which a slight differentiation is already apparent. Those near the tip have ceased to divide and have become vacuolate. Before long their growth stops entirely and their walls become slightly thickened. In the basal portion of the nucellus, in marked contrast to the apical region, the cells continue to divide by periclinal walls, giving rise to longitudinal rows of prismatic cells (fig. 59). At the lower end of these rows several cells soon become prominent by reason of their large size, big nuclei, and dense cytoplasm. This group constitutes the archesporium, which it will thus be seen is organized over twelve months before the formation of the prothallium. During the summer the archesporium increases somewhat in size, yet at no time is there a sharp line of demarcation between the sporogenous cells and the other cells of the nucellus. Certain cells of the archesporium take the lead in growth, but it is impossible to state with



Fig. 1.
Longitudinal section through young ovule immediately before pollination. Micropyle open. × 66.

certainty which of these will become the spore mother cell. The vegetative cells surrounding the archesporium, as noted by Norén (1907), become somewhat flattened and form more or less concentric layers. It is of interest to note that in *Cephalotaxus* (Coker 1907), where pollination likewise takes place the year preceding fertilization, the development of the female gametophyte proceeds at the same rate as in *J. communis*, while in *Pinus* (Ferguson 1904), where similar conditions are found, the embryo sac starts to develop the first season and passes the winter in the thirty-two nucleate stage.

Tetrad division. — The writer has made no attempt to obtain a complete series of the various stages in spore formation, but they are doubtless similar to those described by Norén (1907). The megaspore mother cell can be positively identified for the first time early in April, when its nucleus enters synapsis (fig. 60). During this period the nucleus presents an appearance very similar to that described in the nuclei of the microspore mother cells, the

chromatic elements being heaped together in a compact mass which lies close to the nuclear membrane. The cytoplasm of the cell appears more or less alveolar, and in it are imbedded numerous minute starch grains. The megaspore mother cell is slightly larger than the microspore mother cell, measuring about 35 $\mu \times 20 \mu$, while its nucleus has a diameter of about 17 μ.

Tetrad formation takes place about April 20th. The first division of the mother cell nucleus, as observed by Norén (1907), gives rise to two nuclei containing the haploid number of chromosomes. The spindle of this division is represented in figs. 61 and 67. In the latter figure it will be seen that a cell plate has been formed, but a permanent membrane is rarely if ever laid down between the daughter nuclei. In this respect the heterotypic division of the megaspore mother cell resembles that of the microspore mother cell. Frequently a protoplasmic membrane separates the two nuclei, but often they lie free in the cytoplasm of the mother

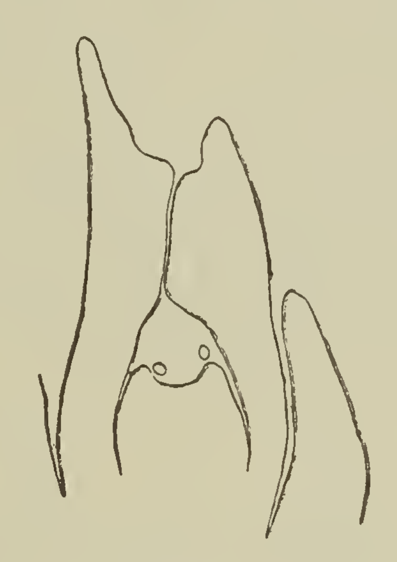


Fig. 2.
Longitudinal section through young ovule about two weeks after pollination. Micropyle closed. $\times$ 66.

cell (fig. 63). Both daughter nuclei become more or less completely reorganized, but as a rule only the lower one of the two reaches a resting stage. In such cases the latter alone undergoes the homotypic division, and as a result there is usually produced a group of three cells (fig. 67), only two of which are morphologically megaspores. Where both nuclei divide, a true tetrad is formed. Figs. 64—66 represent instances in the species studied where both daughter nuclei are undergoing the homotypic division, and where four potential megaspores are thus being developed. It will be seen that the two spindles may lie either side by side or in 'tandem'. No especial attention was given to the formation of these spindles, but fig. 64 shows a multipolar diarch similar to that noted by Miss Ferguson (1904, fig. 142) in *Pinus*.

Norén (1907) states that he has never observed a case where more than one embryo sac has developed within a single nucellus. The writer, however, was fortunate enough to secure one preparation in which three megaspore mother cells had under-

gone division (fig. 67). In two of the cells figured, one of the daughter nuclei of the first division has redivided, while in the other the heterotypic division has just been completed. Whether more than one of the functional megaspores thus formed would have developed further cannot, of course, be stated, but it is not unlikely, since Sludsky (1905) reports that in the European form he twice found two endosperms in a single nucellus. In connection with these abnormal cases it is interesting to note that here, as in *Cryptomeria* (Lawson 1904 b), two megasporangia occasionally occur within a single integument.

During the division of the megaspore mother cell there is present just below the nucleus the conspicuous kinoplasmic body (figs. 63, 66, 67) which Norén (1907) has described in the European form. Analogous structures have been noted in the megaspore mother cells of *Taxodium, Thuja,* and *Taxus* (Coker 1903, 1904), and *Torreya* (Robertson 1904 a). Its significance is still a matter for discussion, but it may be worthy of mention that the writer has observed very similar bodies in the later stages of prothallial development (fig. 77).

Immediately following the homotypic division the functional megaspore becomes cut off by a membrane and enlarges until it fills the entire space originally occupied by the mother cell (figs. 68, 69), while the nuclei of the non-functional cells rapidly disorganize and are eventually absorbed.

The female gametophyte.

Development of the prothallium. — The observations of Norén (1907) on the development of the female gametophyte, briefly stated, are as follows: The megaspore germinates rapidly and gives rise to an embryo sac containing a large central vacuole and numerous free nuclei imbedded in a peripheral layer of cytoplasm. Nuclear division takes place simultaneously throughout the sac. In the development of the prothallium open tubes are formed which grow in toward the center of the embryo sac in the manner first described by Mlle. Sokolowa (1890). The nucleus of each tube then divides, and cross walls are laid down. The megaspore membrane consists of two distinct layers. Norén's observations are for the most part confirmed by those of the writer.

The development of the embryo sac from megaspore to multicellular prothallium occupies about five weeks. During the few days following its differentiation the megaspore increases very little in size, but the primary nucleus undergoes its first division. The two resultant nuclei occupy a central position, and the cell contains several small vacuoles. With the advent of the four nucleate stage the small vacuoles flow together to form one large central vacuole, and the cytoplasm with its included nuclei comes

to lie about the periphery of the young embryo sac, which begins to enlarge and within three days has increased in volume about twenty-five times (fig. 71). In the embryo sac represented by this figure sixteen free nuclei were counted. The growth of the female gametophyte now proceeds rapidly, while nuclear divisions continue to take place simultaneously, and by May 25th, just previous to the formation of cellular tissue, its volumetric ratio, as compared with that of the megaspore at the time of the first nuclear division, is about 12 500 : 1. The embryo sac has assumed the form of a prolate spheroid, the longitudinal axis of which measures about 1400 μ. A figure of the entire cell at the time of wall formation, if drawn to the same scale as figs. 68, 70, and 71, would be 1.5 m. in length. Fig. 72 represents probably the last free nuclear division, and in this preparation not only are all of the nuclei undergoing division, but all are in the same phase of mitosis. The axes of the spindles are for the most part parallel with the major axis of the embryo sac. No attempt was made to count the number of nuclei present after the last free division. The number has been variously estimated in different gymnosperms. Miss Ferguson (1904) writes that "about 2000 have been counted in *Pinus Strobus* at the time when the nuclei are being separated by the development of dividing walls", and according to Norén (1907) the number in *J. communis* appears to be scarcely smaller. Growth still continues after the formation of prothallial tissue, and at the time of fertilization the female gametophyte has acquired a length of fully 2800 μ.

The manner in which the cell tissue of the prothallium is organized agrees closely for the most part with the observations of Mlle. Sokolowa (1890) and Norén (1907) to which reference has already been made. Immediately after the last free nuclear division delicate anticlinal walls are laid down separating the nuclei, but no periclinal walls are formed, so that the cells "appear as uncovered boxes, the opening extending toward the center of the prothallial cavity" (Ferguson 1904). When viewed from their inner, open ends the cells appear as in fig. 75. Their nuclei lie slightly below the free inner margins of the walls, and from them arise delicate strands of cytoplasm which radiate toward the free edges of the walls. An optical section through the nucleus and parallel to the megaspore membrane (fig. 76) shows that these radiations are restricted to the open ends of the cells, the remainder of the cell cavity being intersected by coarser strands of cytoplasm. This relationship is even more clearly brought out in a radial section (fig. 74). Here it is seen that the outermost fibrillae are continuous from one nucleus to the next. As the walls are secreted these strands advance (fig. 77), so that, up to the time when the inner ends of the tube-like cells become closed in, all the nuclei of the embryo sac are connected with one another by kinoplasmic fibrils.

According to Mlle. Sokolowa (1890) and Norén (1907) no cross walls are formed until the tube-like cells meet at the center of the prothallial cavity. Miss Ferguson (1904), however, finds

that in *Pinus* the cells never reach the center "without having first divided by cell walls", and that "a ring of tissue composed of longer or shorter cells is formed rather early in the inward growth of the prothallium". This appears to be precisely what happens in the form under discussion, as may be seen from fig. 77. The further development of the prothallium was not followed in detail. Fig. 3, however, shows its appearance shortly after the cells have become closed in, and fig. 4 represents a similar section at about the time of fertilization.

The phylogenetic importance of the megaspore membrane in Gymnosperms has been recently emphasized by Thomson (1905 a) who states that "the megaspore coat closely resembles that of a microspore both in its structure and its chemical composition, and

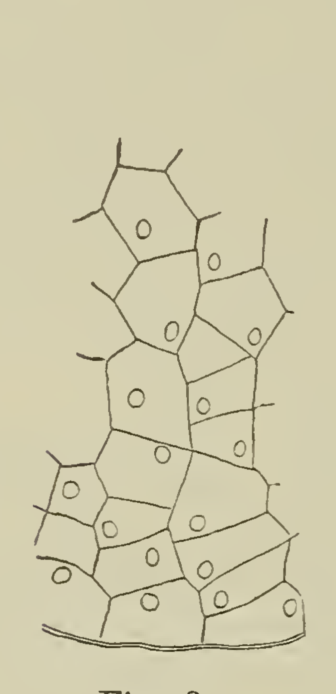


Fig. 3.
Radial section through lower portion of prothallium shortly after formation of cross walls. × 190.

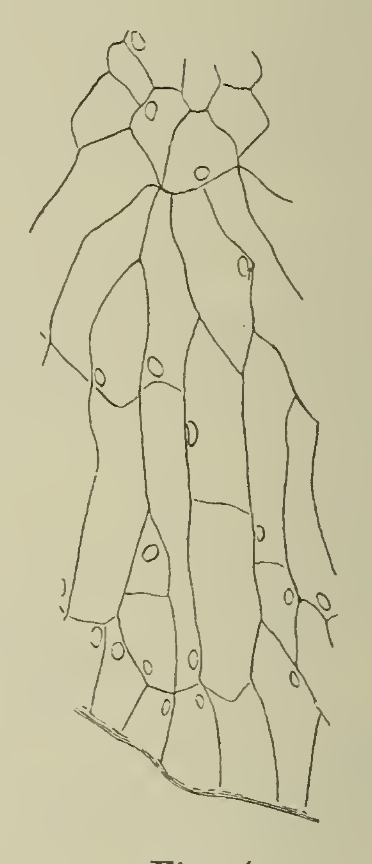


Fig. 4.
Section similar to fig. 3 at about the time of fertilization.
× 190.

thus affords additional evidence of the free-sporing nature of the ancestral forms of the Gymnosperms". He finds that this structure is present in all the groups and sub-groups of these seed plants, except the *Taxeae*, from the ovule of whose forms it is entirely or almost entirely eliminated. Thomson describes the megaspore membrane in *J. sabina* and *J. virginiana*, while Norén (1907) describes that of *J. communis*, and the observations of the writer are in accord with those of these two authors. The coat is formed during the free nuclear period of the embryo sac and reaches its highest development at about the time of fertilization. It is 2.5—3 μ thick in the basal region of the prothallium and of fairly uniform thickness throughout, except at the micropylar end of the embryo sac where in the archegonial region it becomes quite thin. In section (fig. 73) two distinct layers are seen, the outermost of

which, the exosporium, is fibrillar and somewhat thicker than the inner, homogeneous endosporium. According to Thomson the exosporium is suberized, while the endosporium is composed principally of cellulose. When viewed from its outer surface the membrane presents a speckled appearance, and this in *Taxodium* led Coker (1903 b) to conclude that the coat was pitted. Thomson, however, shows that pits are not present.

Just as the megaspore membrane is homologous with the coat of the microspore, the so-called "spongy tissue" is now generally recognized to bear the same relation, on morphological as well as physiological grounds, to the tapetum of the microsporangium. Thomson (1905 a) finds that in Gymnosperms "where the normal type of membrane occurs, there is present a more or less well defined tapetum". Norén (1907) describes this tissue in *J. communis,* and its history in var. *depressa* will be only briefly referred to here. As in the microsporangium the tapetum is derived from the non-functional cells of the archesporium. At the time of the tetrad division these cells are large and readily distinguishable from the surrounding nucellar tissue (fig. 62). They have large nuclei and are densely packed with cytoplasm in which are imbedded minute starch granules. As the megaspore develops the cells of the tapetum divide actively and continue to invest the young embryo sac (fig. 71). The layer is still present when the cellular tissue of the prothallium is being organized (fig. 74), but after this it rapidly disorganizes.

The archegonium. — According to Norén (1907) the archegonia are derived from the superficial cells in the upper part of the prothallium. The nucleus of the archegonium initial soon divides, cutting off a primary neck cell which by subsequent divisions forms usually a single tier of four neck cells. The archegonia vary in number from four to ten, and, as is characteristic of the *Cupresseae,* they are always grouped close together without intervening parenchyma, thus forming a single complex. During the development of the archegonia to their full size the vegetative cells at the upper end of the endosperm grow and divide rapidly, and as a result of this local activity the prothallial tissue surrounding the archegonium complex rises above the level of the neck cells, a depression in the tip of the prothallium being produced at the bottom of which lie the archegonia.

Fig. 78 of the present paper represents the archegonium chamber in var. *depressa* in the process of formation. At this stage, which is found about one week before fertilization, the central cell of the archegonium contains a relatively small amount of cytoplasm restricted to the periphery of the cell, thus enclosing a large central vacuole. The nucleus lies directly beneath the neck cells, and, while at first it scarcely differs from those in the surrounding prothallial cells, it soon becomes distinguishable by its large size.

Shortly before the division of the central cell nucleus to form the ventral canal nucleus and egg nucleus the cytoplasm of

the central cell begins to show the peculiar aster-like structures which Norén (1908) terms "Strahlungscentren", and for which the writer suggests the term Asteroid. Granular areas appear which occupy definite positions in the cell, and from these the cytoplasm radiates in all directions. These kinoplasmic radiations, as shown in figs. 80—85, present the appearance of granular fibers, and the whole structure assumes the form of an immense aster. One of these asteroids is invariably situated in close proximity to the nucleus, and a second one may frequently be seen directly below this, while one or more are present in the lower part of the cell (figs. 91, 95). They are most prominent during the division of the central cell nucleus, but the lower ones at any rate are still visible in the egg cell shortly before fertilization. The significance of the asteroids, especially of those in the lower portion of the archegonium, is not clear. Coker (1903b) suggests that the latter regulate the entrance of nutritive materials from the jacket cells, while Norén (1907) regards them as attraction centers, since, as the writer's investigations also show, granules of the cytoplasm are drawn toward them and accumulate at their centers (see Norén 1907, fig. 10). It may be worthy of note that the first appearance of the protein vacuoles follows shortly after the organization of the asteroids. Concerning the probable function of the upper asteroid mention will be made presently. Structures similar to these have been observed by Coker (1903b, 1902) in *Taxodium* and *Podocarpus,* by Land (1902) in *Thuja,* and by Lawson (1907a) in *Cephalotaxus.* In several other Gymnosperms, viz., *Cycas* (Ikeno 1898), *Dioon* (Chamberlain 1906), *Pinus* (Blackman 1898, Chamberlain 1899, Ferguson 1904), *Tsuga* (Murrill 1900), *Picea* and *Abies* (Miyake 1903a, 1903b), kinoplasmic radiations of a more or less pronounced character have been either described or figured in connection with the division of the central cell nucleus or the development of the egg, but they are much less conspicuous than the structures found in *Juniperus*, where they form one of the most striking features of the archegonium.

The occurrence of "Hofmeisters Körperchen", or protein vacuoles, in the archegonium of *J. communis* has already been demonstrated by Norén (1907, fig. 65). In var. *depressa* they appear shortly before the division of the central cell nucleus and are seen to best advantage in the lower part of the egg cell just previous to fertilization. Immediately after the fusion of the male and female nuclei the protein vacuoles begin to disappear and at no time are they as conspicuous as in the *Abieteae.* Their significance has been the cause of considerable controversy, and for a full review of the literature the reader is referred to the excellent paper of Stopes and Fujii (1906). These authors suggest that the protein vacuoles "may be digestive vacuoles comparable in origin and function with the digestive vacuoles of the lower organisms". Whatever their function, it is now generally agreed that they arise within the central cell and are in some way concerned with the nutrition of the egg.

Division of the central cell nucleus. — About three days before fertilization the nucleus of the central cell divides, giving rise to the ventral canal nucleus and the egg nucleus. Strasburger (1879) figures the spindle of this division in *J. virginiana*, and it has recently been described in *J. communis* by Norén (1904, 1907) and Sludsky (1905). Up to this time the central cell nucleus has exhibited no unusual structural peculiarities It possesses a delicate reticulum in which dark staining masses and irregular, light staining threads are discernible and has a well defined nucleolus (fig. 79). As the nucleus approaches division more or less continuous, comparatively thick threads arise in which a distinction between chromatin granules and linin is apparent (figs. 80, 81), and at the same time the nucleolus tends to stain less deeply and reveals a vacuolate structure (fig. 93).

Coincident with these changes within the nucleus the nuclear membrane on the surface toward the asteroid becomes pressed or drawn inward in the manner shown by figs. 80 and 81, while delicate granular radiations extend between the center of the asteroid and the invagination thus formed. The first impression is that these radiations represent fibers pressing into the nuclear cavity, but the careful examination of a large number of preparations has failed to reveal any actual connection between them and the spindle fibers eventually formed. Similar phenomena have been variously interpreted by different writers. Murrill (1900) finds that in *Tsuga* the spindle fibers, arising within a fibrous mass beneath the nucleus "grow upward against and press in the nuclear membrane", and that the membrane then "disappears below, and the spindle fibers press into the nuclear cavity". Miyake (1903 a) reports that in *Picea* "the spindle fibers first arise from a clear court along the lower side of the nucleus and grow into the nuclear cavity", pressing in the nuclear membrane in the manner described by Murrill. Miss Ferguson (1901) also describes a clear region with delicate granular threads along the lower half of the nucleus in *Pinus*, and an irregular indentation of the upper and lower surfaces of the nucleus, but she fails to ascertain whether any of the threads enter the nuclear cavity and contribute to the formation of the spindle, while Coker (1903 b) concludes that in *Taxodium* the spindle fibers are almost entirely of nuclear origin. Of course, if such is the case, as Miss Ferguson remarks, "the cytoplasmic activity in connection with this division would be inexplicable". Nevertheless, in the light of the writer's observations, the asteroid does not appear to contribute to the formation of the spindle, and its only apparent use in *Juniperus* is to form a support for the free lower pole of the spindle, a function already suggested by Murrill (1900).

The division of the central cell nucleus is consummated rapidly and takes place almost simultaneously in all the archegonia of a group. In one ovule, for example, eight such nuclei were found undergoing division. With the formation of a continuous spirem the distinction between chromatin and linin disappears, and the

nuclear thread appears as a slender, deeply staining band of uniform thickness (fig. 82). The spindle is at first multipolar, but it soon becomes a multipolar diarch, the upper extremity of which is very broad, while the lower bundles of fibers converge toward the center of the asteroid, thus giving to the whole figure somewhat the form of an inverted, truncated cone (fig. 83). With the segmentation of the spirem and the orientation of the chromosomes at the equator the nuclear membrane disappears, leaving the spindle surrounded by the cytoplasm of the central cell, and the multipolar diarch soon becomes bipolar. The axis of the spindle may be parallel to that of the archegonium, but more frequently it is inclined at an angle. Frequently the spindle is some distance below the neck cells.

The daughter chromosomes, as they approach the poles, are U or V shaped (figs. 84, 85). At the poles the chromosomes rapidly draw together, becoming separated from the surrounding cytoplasm by membranes, and two resting nuclei are developed. No cell plate is formed, nor is there any indication whatever that a wall is ever developed between the ventral canal nucleus and the egg nucleus.

The two nuclei are at first very similar in appearance, but the egg nucleus matures rapidly, while the ventral canal nucleus develops slowly and as a rule disintegrates before fertilization. Usually the ventral canal nucleus lies above the egg nucleus, but one case was found (fig. 91) in which these relations were reversed, a condition previously described by Coker (1903 b) in *Taxodium*. Figs. 86 and 87 show two unusually well developed ventral canal nuclei. No evidence was found to support the theory (cf. Chamberlain 1899) that this nucleus is the homologue of the egg nucleus, but very often, as noted by Coker (1902, 1903 b) in *Podocarpus* and *Taxodium*, by Land (1902) in *Thuja*, and by Norén (1907) in *J. communis*, the ventral canal nucleus persists for a long time. Figs. 88 and 89 show such nuclei in archegonia where the egg has been fertilized and the development of the proembryo has begun. Sometimes they undergo division (fig. 90) and this division is mitotic.

Incidentally it may be noted that in this species archegonia occasionally are found superposed one above the other (fig. 91) or more or less deeply imbedded in the prothallium. Similar cases are described in *Picea* and *Abies* (Miyake 1903 a, 1903 b), and in *Pinus* (Ferguson 1904), while analogous conditions occur in the Bryophytes (Coker 1903 a).

Surrounding the archegonium complex is a fairly well defined layer of jacket cells (fig. 95), while the walls of the egg cells are thin, except in the upper part, and no structures are visible which can be interpreted as pits. Stopes and Fujii (1906), however, have recently shown that even in those Gymnosperms where the thick wall of the egg is perforated by pits, the latter are closed by definite membranes which are pierced only by delicate threads of cytoplasm, so that the actual transfer of solid substances

from the jacket cells into the egg cell is impossible. They suggest that "the jacket cells are glandular or secretory and render the storage food of the endosperm soluble and available for the developing egg". According to Chamberlain (1906), in many cycads the egg "receives food material through haustorial projections which are in direct contact with the cytoplasm of the jacket cells". But among the *Cupresseae* the conditions are very different from those found in such groups as the Cycadales and *Abieteae.* There each archegonium is completely enveloped by a layer of jacket cells, while among the *Cupresseae* only the outermost archegonia of the group are in contact with the jacket layer. Yet, as Lawson (1907 b) clearly points out, "the cytoplasm of the centrally situated egg cells shows very little difference in the character and quantity of food granules from that of the egg cells in contact with the jacket cells". Lawson therefore believes that "all food substances carried into the egg are translocated in soluble form", and that "the transference of food substances from egg cell to egg cell is the same as that from jacket cell to egg cell". During their later history the jacket cells in *J. communis,* as noted by Norén (1907), are frequently binucleate (fig. 95), and while in some cases the nuclear division which gives rise to this condition may be amitotic, as Norén affirms, the frequent presence of mitotic figures in the jacket cells as late as the time when the proembryo is being developed would indicate that these nuclei are ordinarily produced in the usual manner.

The nucleoli and pseudonucleoli. — Probably no structures in plant or animal cells have been the subject of more discussion, yet withal are more incompletely understood, than nucleoli. The term nucleolus has been applied so indiscriminately by different writers to various structures both inside and outside of the nucleus that it has come to have a very vague meaning, and a thorough comprehension of the different bodies thus designated and of their relation to the metabolic activities of the cell would doubtless illuminate many cytological problems which are at present inexplicable. It is not the purpose of the writer to enter upon a discussion of the nucleolus, except in so far as it directly affects the more general phenomena under consideration, but, in view of the large number of nucleolus-like bodies which are found in the egg nuclei of gymnosperms, it seems best at this point to consider these structures briefly as they appear in *J. communis depressa.*

In the microspore mother cell there is always present a conspicuous nucleolus which takes the chromatin stains and seems to be more or less intimately associated with the reticulum. During the nuclear changes which precede the heterotypic division this body gradually loses its affinity for dyes and at diakinesis has literally faded from view, apparently without having undergone any change in shape. Coincident with the separation of the daughter chromosomes toward their respective poles there appear in the region of the spindle minute droplets, the so-called extranuclear nucleoli, which react slightly to stains, but which usually

disappear after the reappearance of nucleoli in the resting nuclei. Later, after the homotypic division, small nucleolus-like bodies are frequently found lining both surfaces of the cell plates. These, however, will be referred to presently.

The body cell and the male cells to which it gives rise also present some interesting problems in connection with the nature of the so-called nucleoli, and it is evident from a study of these cells that the structures are of at least two sorts. The body cell possesses a large vacuolate nucleolus, which is probably homologous with the "plastin nucleolus" described by Coker (1903 b) in *Taxodium*. During the division of the nucleus, however, in contrast to the behavior of the nucleolus of the microspore mother cell, this body appears to shrink in size, although still maintaining its spherical shape, and is recognizable as late as the time when the chromosomes are becoming oriented at the equator (figs. 56, 57). Subsequent to this division prominent nucleoli of the same type reappear in the daughter nuclei. In addition to these structures there are present in the male cells small nucleolus-like bodies, the 'pseudonucleoli' of Norén (1907). These are distributed throughout the nucleus, and in view of the absence of any visible chromatin are regarded by Lawson (1904, 1907) and others as chromatin granules. Outside the nuclei of the male cells, immediately after their formation, and lining the cell plate on both sides there may be found in favorable material granular or lumpy masses which likewise take the chromatin stains, and which are probably of the same nature as those referred to in the microspore mother cells. These masses are frequently very conspicuous in the young male cells (fig. 58) but usually disappear soon after the laying down of the dividing wall. They are doubtless homologous with the "plastin granules" described by Coker (1903 b) in *Taxodium*, and it is doubtful whether they ought to be interpreted as nucleoli.

In the egg nucleus the nucleolus-like structures are still more numerous and are exceedingly difficult to interpret. Frequently the entire chromatic content of the nucleus seems to have resolved itself into nucleoli and pseudonucleoli, yet even after the study of a large number of preparations one is unable to formulate any satisfactory conclusions as to the nature of these structures. That the pseudonucleoli are different from the typical nucleoli, however, seems obvious. Some at least of the former appear to be definitely associated with the reticulum, while in the mature egg nucleus they are the only parts which take the chromatic stains with avidity. It is not improbable that, as Wager (1904) suggests, the pseudonucleoli "form a part of the nuclear network in which chromatin or chromatin substance may be stored and possibly to some extent elaborated".

There is little doubt that many features in these nuclei which appear to be normal, and which have been described as such by various writers, are artefacts, and that the appearances seen in fixed and stained material differ greatly from the structures present in the living nucleus. Chamberlain (1906), after a study of the

living egg nucleus in *Dioon*, writes that his results are far from satisfactory, that "a nucleolus is visible, but otherwise the contents are nearly homogeneous. There are few globules and the network could not be identified". He adds: "It is possible that most of the globules and the network are coagulation products due to fixing".

Maturation of the egg nucleus. — The egg nucleus grows rapidly, usually becoming slightly ovoid in shape, and shortly before fertilization has acquired a length of about 40 μ. Figs. 86 and 87 show two of the various aspects which it presents during its development, while fig. 92 represents the mature oosphere nucleus. At the time of fertilization the reticulum appears as a network of almost colorless, granular threads which ramify throughout the nucleus and exhibit slight indications of a differentiation into chromatin and linin, while sometimes there is also visible in the nuclear cavity a faint protoplasmic meshwork (fig. 87). Coincident with the growth of the egg nucleus the vacuole of the egg cell diminishes in size (figs. 91, 95).

Fertilization. — Fertilization stages were found in material collected June 15th, 1906 and June 29th, 1907. In 1908 daily collections from June 6th to 13th showed that, although fusion is almost simultaneous in all the archegonia of a single ovule, a week or more may elapse between conjugation in different flowers on the same plant. In material collected June 7th, for example, the body cell in many pollen tubes had not yet divided, while in other cases fertilization had taken place and the development of the proembryo had begun.

Preparatory to fertilization the membrane of the pollen tube is dissolved or ruptured directly above the neck of an archegonium, and one of the male cells squeezes through the neck into the egg, carrying the broken-down neck cells with it. There is no receptive vacuole in the oosphere, such as occurs in the *Abieteae*. The wall of the male cell is cast off during its entrance into the egg, or immediately afterward, and is frequently seen lying either outside the neck or, together with the disorganized remains of the neck cells and vegetative nuclei of the male gametophyte, in the upper part of the egg. Reference has already been made to the equality in the size of the male cells, and ample proof has been found that both may be functional. Numerous cases were noted where the number of developing proembryos is greater than that of the pollen tubes present, while fig. 95 shows one instance where two male cells from the same pollen tube (the only pollen tube present in this ovule) are in the act of entering different archegonia. In the event of more than one male cell entering the same archegonium only one functions, the superfluous cell disintegrating in the upper part of the egg cell.

The male nucleus, accompanied or followed by its mantle of cytoplasm and starch, rapidly approaches the female nucleus which has come to lie slightly above the center of the egg. Figs. 96—101 illustrate the general appearance of the conjugating nuclei,

and it will readily be seen that there is considerable diversity in their relative size. Norén (1907) states that in the European form the two are nearly equal, and, as figs. 97—99 show, this is often the case, but it is by no means the rule. The volumetric ratio, for example, of the nuclei represented in fig. 100 is about 4 : 1. The mass of cytoplasm and starch derived from the male cell (indicated in the smaller figures by the dotted line) gradually surrounds the conjugating nuclei, so that there is never any possibility of mistaking the fusion nucleus for an unfertilized egg nucleus. After the union the fusion nucleus gradually migrates toward the base of the egg.

The two nuclei apparently fuse while in a resting condition (fig. 102). Previous to the dissolution of the membranes between them there sometimes appears to be a condensation of the substance of the male nucleus near the surface of contact, but, although more than thirty archegonia were examined which showed the male and female nuclei in contact with one another, in none of them was there any indication that the spirems of the first segmentation division are formed before the dissolution of the dividing membranes, as is the case in *Pinus* (Ferguson 1904). A still larger number of conjugating nuclei were found in which fusion had taken place, yet in none of these was the writer able to distinguish the male from the female elements until the organization of the definite spirems just previous to the first segmentation division.

The nucleus of the fertilized egg presents various appearances which, in the light of present knowledge, it is impossible to interpret satisfactorily. Norén's figures (1904, fig. 4; 1907, figs. 76, 77) show the structure very well, so far as it can be made out. As a rule a faintly staining network is visible, but sometimes the entire content of the nucleus, with the exception of the various nucleolus-like bodies, appears almost homogeneous. The most conspicuous structures are the nucleoli and pseudonucleoli which are usually indistinguishable from one another. These may be bunched together or distributed through the nucleus; they may appear intimately connected with the reticulum or entirely disassociated from it; and their affinity for stains also varies greatly, — in some cases all stain deeply with iron-haematoxylin, while again some stain scarcely at all.

Development of the proembryo. — Blackman (1898) observes that in the fusion nucleus of *Pinus* "the chromosomes of the male and female nuclei could be distinguished into two groups at the time when the first segmentation spindle was in the multipolar condition", while Chamberlain (1899), working independently, reports the presence within the oospore nucleus in this genus of two distinct spirems. The results of these two writers are amply confirmed by the extensive investigations of Miss Ferguson (1904), while Woycicki (1899) and Murrill (1900) find similar phenomena in *Larix* and *Tsuga* respectively. Under such conditions, as Blackman points out, the process of fertilization

cannot be considered as completed until the "half chromosomes derived from the male and female nuclei respectively fuse together at the poles of the first segmentation spindle". In the European *J. communis* Norén (1907, p. 43) describes a rather peculiar condition. He writes: "Die kettenförmig mit einander verbundenen Pseudonucleolen verschmelzen schließlich mit einander (l. c., fig. 78), wodurch dicke, unregelmäßige Fäden entstehen. Auf diesem Stadium können noch die den resp. Kernen zugehörigen Chromatingruppen deutlich unterschieden werden, also auch noch nachdem die Membranen zwischen den Kernen völlig verschwunden sind".

The behavior of the chromatin in *J. communis depressa* is very similar to that observed by the above mentioned writers, but no indications were found that the spirems originate, in the manner described by Norén, from the "melting together" of the pseudonucleoli. For one or two days after the union of the male and female nuclei the fusion nucleus to all appearances continues in a resting condition. Then there begin to appear in the nucleus numerous more or less connected, moniliform threads which exhibit a beautiful differentiation into chromatin and linin (fig. 103). These strands run all through the nuclear cavity, and, while it is impossible to make out with certainty whether two spirems are present at this time, such is presumably the case. The threads soon draw away from the nuclear membrane, become more closely coiled, and in the stage represented by fig. 104 it can be clearly seen that two distinct spirems have been organized. At the same time the whole band comes to stain uniformly, and the nucleolus-like structures disappear. The infrequency with which the condition described here has been observed is easily accounted for by the difficulty with which suitable preparations are obtained. Fig. 104 represents the only instance, out of over 2000 archegonia examined in which this stage might be looked for, where it is possible to distinguish the male and female elements in the fertilized egg.

Segmentation into chromosomes takes place rapidly and apparently in the usual manner, the chromosomes become oriented at a common equatorial plane (fig. 105), and a broad, multipolar diarch spindle is organized. At this period coarse, granular threads are sometimes seen in the protoplasm of the nucleus outside the spindle, but their relation, if any, to the formation of the spindle in obscure (cf. Ferguson 1904, figs. 228—230). The multipolar diarch quickly becomes bipolar, and the manner in which the chromosomes split and separate toward their respective poles is to all appearances identical with the process as described in the division of the central cell nucleus. Fig. 106 represents the telophase of this division. The chromosomes have drawn together at the poles, and nuclear membranes are about to be formed. By this time the membrane of the fusion nucleus itself has disappeared, although the nuclear cavity still remains clearly delineated, while the connecting fibers are still visible between the massed chromosomes. After the development of membranes about the two

nuclei the outline of the original nucleus disappears, and the surrounding layer of cytoplasm and starch presses in and invests the two daughter nuclei. The latter grow rapidly and enter upon a brief period of rest (fig. 107).

Shortly after the completion of the first segmentation division the daughter nuclei divide (fig. 108), giving rise to four resting nuclei which are usually arranged in a tetrad, as shown in fig. 109. There is no rule as to the position of the spindles of this division with respect to the axis of the archegonium, and in this, as well as in the following division, the spindle is of intra-nuclear origin. Fig. 110 represents the third free nuclear division (the fourth dividing nucleus appears in the next section). In this figure the chromosomes have obviously split longitudinally, although they are just being oriented at the equator. After the organization of the eight nuclei which result from this division wall formation usually takes place, as already described by Norén (1907) in the European form, and in this respect *Juniperus* agrees with the *Abieteae* and *Cupresseae* thus far investigated. Occasionally, however, sixteen free nuclei may be formed before the separating membranes are laid down (fig. 111), thus approaching the condition found in *Podocarpus* (Coker 1902) and *Cephalotaxus* (Coker 1907, Lawson 1907 a) where sixteen are normally produced.

Of the eight cells which are usually cut off by the formation of walls the three or four which will give rise to the embryo lie at the base of the archegonium, while the remaining cells form a well defined tier above these. The latter are not entirely enclosed by walls, being exposed above to the cytoplasm of the egg, and they soon divide, giving rise to two tiers of cells (figs. 112, 113). Of the cells thus formed those of the upper tier constitute the rosette, and, as in most conifers, they never become enclosed above by a wall. The cells of the lower tier are the suspensors, by the elongation of which (fig. 114) the embryo is pushed deep into the endosperm. Simultaneously with the cell division just described the cells of the embryo proper usually undergo division (fig. 112). The further development of the embryo has not been followed by the writer.

Summary.

The buds which give rise to the staminate cones are formed during the summer of the year preceding pollination.

The archesporium originates from one or more hypodermal cells at the base of the sporophyll.

The tapetum and the inner layer of the sporangium wall are both derived from the outermost cells of the archesporium, while the outer layer of the wall — the only layer present in the mature sporangium — is developed from epidermal cells. Thus the inner layer of the wall is more closely correlated to the tapetum than to the outer wall-layer.

The microspore mother cells enter synapsis about May 1st. Preparatory to this period a pairing of different portions of the chromatin becomes evident.

At the completion of the heterotypic division two resting daughter nuclei are formed, but a wall is never developed between them. The second division may be either tetrahedral or bilateral.

Preparatory to the formation of microspores the cavity of the mother cell becomes divided into four chambers by thick, transparent walls. Within these compartments the spores are developed, and they are eventually set free by the breaking down of the enveloping walls.

Pollination occurs about May 25th.

The elapsed time between pollination and fertilization is about twelve and a half months.

During the first season's growth the pollen tube penetrates a short distance into the nucellus and frequently branches, while the primary nucleus divides, giving rise to the tube nucleus and the nucleus of the generative cell. The latter immediately becomes surrounded by a 'Hautschicht'.

Soon after the renewal of activity the following spring the nucleus of the generative cell divides, forming the stalk nucleus and the body cell nucleus. The latter becomes invested with a definite membrane, but a true stalk cell is never formed.

By the time the pollen tube enters the archegonium chamber the body cell has attained a diameter of about 60 μ.

The division of the body cell takes place about three days before fertilization and usually results in the formation of two male cells equal in volume and bounded by definite membranes. The spindle of this division is of intra-nuclear origin.

Several instances were found where three or four male cells had been produced by the division of one body cell, but it is probable that no more than two are ever functional.

The ovulate buds first become distinguishable from vegetative buds a few weeks before pollination.

The archesporium is derived from the cells in the lower portion of the nucellus and is recognizable at the time of pollination, but it is impossible to distinguish the megaspore mother cell until the following spring.

Generally only one of the archesporial cells becomes a true mother cell, but occasionally as many as three may function as such. The non-functional cells give rise to the tapetum.

Tetrad formation takes place late in April. As a rule but one of the nuclei resulting from the heterotypic division undergoes the homotypic division.

The nucleus of the functional megaspore becomes separated from the other nuclei in the mother cell by a membrane.

The development of the female gametophyte occupies about six weeks.

The megaspore membrane consists of two distinct layers.

The tapetum persists until after the formation of prothallial tissue.

From four to ten archegonia are organized, and, as in the other *Cupresseae*, these form a single complex which is surrounded by a layer of jacket cells.

Peculiar aster-like structures, termed asteroids, are conspicuous in the central cell of the archegonium and persist until after fertilization. Their function is obscure.

The division of the central cell nucleus takes place about three days before fertilization and is approximately simultaneous in all the archegonia of a group. The spindle of this division is apparently entirely of intra-nuclear origin.

A true ventral canal cell is never formed. The ventral canal nucleus usually disintegrates, but sometimes persists for a long time, and may divide mitotically.

In the mature egg nucleus the most conspicuous features are the nucleoli and pseudonucleoli. Some of the latter are presumably related in some manner to the chromatin.

Fertilization takes place in June, and an interval of a week may elapse between conjugation in different flowers on the same plant.

Both male cells may be functional.

The entire male cell may enter the egg, but frequently the cell membrane is cast off outside.

The male nucleus and the egg nucleus apparently fuse while in a resting condition, and the fusion nucleus becomes surrounded by a mantle of starch derived from the male cell.

No distinction between male and female chromatin is apparent until the organization of the spirems of the first segmentation division, when two separate masses of chromatin may be clearly distinguished.

The spindles of the first division of the fertilized egg and of the following divisions are intra-nuclear.

Usually eight free nuclei are formed before the appearance of walls, but in exceptional cases wall development is delayed until after the fourth nuclear division.

Cell divisions in the upper tier of cells of the proembryo give rise to the suspensors and the cells of the rosette.

Note: Since the completion of this work there has appeared a paper by Miss A. M. Ottley on “The development of the gametophyte and fertilization in *Juniperus communis* and *Juniperus virginiana*”. (Bot. Gazette 48: 31—46.) In the main her results are in accord with those of the writer. She describes, however, the formation of a distinct stalk cell (p. 34), a structure which the investigations of the writer have failed to demonstrate. Also the fact should be noted that the mature male cells are spherical, not hemispherical (l. c. p. 35).

Literature Cited.

Allen, C. E., The early stages of spindle formation in the pollen mother cells of *Larix*. (Ann. Bot. 17: 281—312. pls. 14. 15. 1903.)

— Nuclear division in the pollen mother cells of *Lilium canadense*. (Ann. Bot. 19: 189—258. pls. 6—9. 1905.)

Arnoldi, W., Beiträge zur Morphologie der Gymnospermen. IV. Was sind die „Keimbläschen" oder „Hofmeisters Körperchen" in der Eizelle der Abietineen? (Flora 87: 194—204. pl. 6. 1900.)

Belajeff, W. C., Zur Lehre von dem Pollenschlauche der Gymnospermen. (Ber. d. Deutsch. Bot. Gesell. 11: 196—201. pl. 12. 1893.)

— Zur Kenntnis der Karyokinese bei den Pflanzen. (Flora 79: 430—442. pls. 12. 13. 1894.)

Berghs, J., La formation des chromosomes hétérotypiques dans la sporogénèse végétale. II. Depuis la sporogenie jusqu'au spirème définitif dans la microsporogénèse de l'*Allium fistulosum*. (La Cellule 21: 383—397. pl. 1. 1904.)

— La formation des chromosomes hétérotypiques dans la sporogénèse vegetale. IV. La microsporogénèse de *Drosera rotundifolia*, *Narthecium ossifragum* et *Helleborus foetidus*. (La Cellule 22: 139—160. pls. 1. 2. 1905.)

Blackman, V. H., On the cytological features of fertilization and related phenomena in *Pinus silvestris*. (Phil. Trans. Roy. Soc. Ser. B. 190: 395—426. pls. 12—14. 1898.)

Caldwell, O. W., *Mycrocycas calacoma*. (Bot. Gazette 44: 118—141. pls. 10—13. 14 f. in text. 1907.)

Chamberlain, C. J., Oogenesis in *Pinus laricio*. (Bot. Gazette 27: 268—280. pls. 4—6. 1899.)

— The ovule and female gametophyte of *Dioon*. (Bot. Gazette 42: 321—358. pls. 13—15. 9 f. in text. 1906.)

Coker, W. C., Notes on the gametophytes and embryo of *Podocarpus*. (Bot. Gazette 33: 89—107. pls. 5—7. 1902.)

— On the occurence of two egg cells in the archegonium of *Mnium*. (Bot. Gazette 35: 137. 1 f. in text. 1903a.)

— On the gametophytes and embryo of *Taxodium*. (Bot. Gazette 36: 1—27, 114—140. pls. 1—11. 1903b.)

— On the spores of certain Coniferae. (Bot. Gazette 38: 206—213. 24 f. in text. 1904.)

— Fertilization and embryogeny of *Cephalotaxus Fortunei*. (Bot. Gazette 43: 1—10. pl. 1. 1907.)

Coulter, J. M., and Chamberlain, C. J., Morphology of the spermatophytes. I. Gymnosperms. (New York. 1901.)

Coulter, J. M., and Land, W. J. G., Gametophytes and embryo of *Torreya taxifolia*. (Bot. Gazette 39: 161—178. pls. A, 1—3. 1905.)

Ferguson, M. C., The development of the pollen tube and the division of the generative nucleus in certain species of Pines. (Ann. Bot. 15: 193—223. pls. 12—14. 1901.)

— Contributions to the knowledge of the life history of *Pinus* with special reference to sporogenesis, the development of the gametophytes, and fertilization. (Proc. Wash. Acad. Sciences 6: 1—202. pls. 1—24. 1904.)

Goebel, K., Beiträge zur vergleichenden Entwickelungsgeschichte der Sporangien. (Bot. Zeitg. 39: 697—706, 713—720. pl. 6. 1881.)

Gregoire, V., and Wygaerts, A., Reconstitution du noyau et formation des chromosomes dans les cinèses somatiques. (La Cellule 21: 1—76. pls. 1. 2. 1904.)

Hofmeister, W., Über die Entwicklung des Pollens. (Bot. Zeit. 6: 425—434, 649—658, 670—674. pls. 4—6. 1848.)

— Vergleichende Untersuchungen. (Leipzig. 1851.)

Ikeno, S., Untersuchungen über die Entwickelung der Geschlechtsorgane und den Vorgang der Befruchtung bei *Cycas revoluta.* (Jahrb. wiss. Bot. 32: 557—602. pls. 8—10. 2 f. in text. 1898.)

Jack, J. G, The fructification of *Juniperus communis.* (Bot. Gazette 18: 369—375. 1893.)

Juel, H. O., Über den Pollenschlauch von *Cupressus.* (Flora 93: 56—62. pl. 3. 1904.)

Kildahl, N. J., The morphology of *Phyllocladus alpinus.* (Bot. Gazette 46: 339—348. pls. 20—22. 1908.)

Land, W. J. G., A morphological study of *Thuja.* (Bot. Gazette 34: 249—259. pls. 6—8. 1902.)

— Fertilization and embryogeny in *Ephedra trifurca.* (Bot. Gazette 44: 273—292. pls. 20—22. 1907.)

Lang, W. H., Studies on the development and morphology of cycadean sporangia. I. The microsporangia of *Stangeria paradoxa.* (Ann. Bot. 11: 421—438. pl. 22. 1897.)

Lawson, A. A., On the relationship of the nuclear membrane to the protoplast. (Bot. Gazette 35: 305—319. pl. 15. 1903.)

— The gametophytes, archegonia, fertilization, and embryo of *Sequoia sempervirens.* (Ann. Bot. 18: 1—28. pls. 1—4. 1904 a.)

— The gametophytes, fertilization, and embryo of *Cryptomeria japonica.* (Ann. Bot. 18: 417—444. pls. 27—30. 1904 b.)

— The gametophytes, fertilization, and embryo of *Cephalotaxus drupacea.* (Ann. Bot. 21: 1—23. pls. 1—4. 1907 a.)

— The gametophytes and embryo of the Cupressinae with special reference to *Libocedrus decurrens.* (Ann. Bot. 21: 281—301. pls. 24—26. 1907 b.)

Lewis, I. M., The behavior of the chromosomes in *Pinus* and *Thuja.* (Ann. Bot. 22: 529—558. pls. 29. 30. 1908.)

Miyake, K., On the development of the sexual organs and fertilization in *Picea excelsa.* (Ann. Bot. 17: 351—372. pls. 16. 17. 1903 a.)

— Contributions to the fertilization and embryogeny of *Abies balsamea.* (Beih. Bot. Centralbl. 14: 134—144. pls. 6—8. 1903 b.)

Mottier. D. M., Beiträge zur Kenntniß der Kerntheilung in den Pollenmutterzellen einiger Dicotylen und Monocotylen. (Cytol. Stud. pp. 15—50. pls. 3—5. 1897.)

Murrill, W. A., The development of the archegonium and fertilization in the hemlock spruce *(Tsuga canadensis).* (Ann. Bot. 14: 583—607. pls. 31. 32. 1900.)

Norén, C. O., Über die Befruchtung bei *Juniperus communis.* Vorläufige Mitteilung. (Arkiv. Bot. k. Svensk. Vetensk.-Akad. 3, No. 11. pp. 11. 8 f. in text. 1904.)

Norén, C. O., Zur Entwicklungsgeschichte des *Juniperus communis*. (Upsala Univ. Arsskr. pp. 64. 4 pls. 1907.)
— Zur Kenntniss der Entwicklung von *Saxegothaea conspicua* Lindl. (Svensk. Bot. Tidskr. 2: 101—122. pls. 7. 8. 1908.)
Osterhout, W. J. V., Über Entstehung der karyokinetischen Spindel bei *Equisetum*. (Cytol. Stud. pp. 5—14. pls. 1. 2. 1897.)
Overton. J. B., Über Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Dikotylen. (Jahrb. wiss. Bot. 42: 121—153. pls. 6. 7. 1905.)
Robertson, A., Spore formation in *Torreya californica*. (New Phytol. 3: 133—148. pls. 3. 4. 1904.)
— The Taxoideae, a phylogenetic study. (New Phytol. 6: 92—102. pl. 1. 1907).
Sludsky, N., Über die Entwicklungsgeschichte des *Juniperus communis*. Vorläufige Mitteilung. (Ber. Deutsch. Bot. Gesell. 23: 212—216. pl. 6. 1905.)
Sokolowa, C., Naissance de l'endosperme dans le sac embryonnaire de quelques gymnospermes. (Bull. Soc. Nat. Moscow. N. S. 4: 446—497. pls. 11—13. 9 f. in text. 1890 (1891).)
Stopes, M. C., and Fujii, K., The nutritive relations of the surrounding tissues to the archegonia in gymnosperms. (Beih. Bot. Centralbl. Abt. I. 20: 1—24. pl. 1. 1906.)
Strasburger, E., Die Angiospermen und die Gymnospermen. (Jena 1879.)
— Über den Bau und das Wachsthum der Zellhäute. (Jena 1882.)
— Über das Verhalten des Pollens und die Befruchtungs-Vorgänge bei den Gymnospermen. (Hist. Beitr. 4: 1—46. pls. 1—3. Jena 1892.)
— Karyokinetische Probleme. (Jahrb. wiss. Bot. 28: 151—204. pls. 2. 3. 1895.)
— Über Reduktionstheilung, Spindelbildung, Centrosomen, und Cilienbildner im Pflanzenreich. (Hist. Beitr. 6: 1—224. pls. 1—4. Jena 1900.)
Thomson, R. B., The megaspore membrane of the gymnosperms. (Univ. Toronto Studies, Biol. Ser. No. 4. pp. 64. 6 pls. 1905.)
Wager, H., The nucleolus and nuclear division in the root-apex of *Phaseolus*. (Ann. Bot. 18: 29—55. pl. 5. 1904.)
Webber, H., Spermatogenesis and fertilization of *Zamia*. (U. S. Dept. Agr. Bur. Plt. Ind. Bull. No. 2. pp. 100. 7 pls. 1901.)
Wilson, E. B., The cell in development and inheritance. (New York 1900.)
Woycicki, Z., Fertilization in the Conifers. pp. 58. 2 pls. (Warsaw (in Russian) 1899.)

Explanation of plates VIII—XVII.

All figures drawn with the aid of a camera lucida.

Plate VIII.

Sections of microsporophylls showing successive stages in development of microsporangia. Sections cut radially through staminate cones.

Fig. 5. Archesporial enitials. × 285.
Fig. 6. First periclinal division of archesporial cells. × 285.
Fig. 7. More advanced stage in development of archesporium. × 285.
Fig. 8. Differentiation of archesporium into primary sporogenous cells, tapetum, and inner wall layer. × 285.
Fig. 9. Sporangium just before synapsis. × 285.
Fig. 10. Sporangium during synapsis. × 285.

Fig. 11. Sporangium during first heterotypic division. × 285.

Fig. 12. Sporangium after formation of tetrads. × 285.

Fig. 13. Sporangium shortly before its dehiscence. × 285.

Fig. 14. Cells in wall of mature microsporangium. Surface view. × 75.

Plate IX.

Successive stages in tetrad division of microspore mother cells.

Fig. 15. Nucleus of mature spore mother cell. × 1280.

Figs. 16, 17. Nuclei preparing to enter synapsis. A pairing of the chromatic material is taking place. × 1280.

Fig. 18. Nucleus during synapsis. × 1280.

Fig. 19. Nucleus emerging from synapsis. × 1280.

Fig. 20. Nucleus fully recovered from synapsis. The spirem is slender and uniformly distributed, while indications of a fibrillar structure are already apparent in the cytoplasm of the cell. × 1280.

Fig. 21. Spirem shortened and thickened. Nucleus surrounded by cytoplasmic "felt". × 1280.

Fig. 22. Thin tangential section of nucleus to show longitudinal splitting and transverse segmentation of spirem. × 1280.

Fig. 23. Diakinesis. × 1280.

Fig. 24. Multipolar spindle organized. × 1280.

Fig. 25. Multipolar diarch spindle. Chromosomes are oriented at the equatorial plane. × 1280.

Fig. 26. Bipolar spindle. Separation of daughter chromosomes about to take place. × 1280.

Fig. 27. Same stage as that shown in the preceding figure. Section cut perpendicular to axis of spindle and showing twelve chromosomes. × 1280.

Fig. 28. Anaphase of heterotypic division. A longitudinal fission of the daughter chromosomes apparent. × 1280.

Fig. 29. Late anaphase, showing the massing together of the chromosomes at the poles. × 1280.

Fig. 30. Late telophase of heterotypic division, showing reconstruction of daughter nuclei. × 1280.

Fig. 31. Resting daughter nucleus of heterotypic division. × 1280.

Fig. 32. Metaphase of homotypic division. Separation of the granddaughter chromosomes about to take place. × 1280.

Figs. 33, 34. Telophase of homotypic division. First indications of a thickened wall enclosing the protoplasm of the mother cell. × 1280.

Fig. 35. The same. Nuclei connected by cytoplasmic fibrils. Thickened wall well developed. × 1280.

Plate X.

Figs. 36—39. Development of microspore.

Fig. 36. Reconstruction of granddaughter nuclei and formation of cell plates. × 1280.

Fig. 37. Laying down of walls separating nuclei of tetrad. × 1280.

Fig. 38. Separating walls have swollen, and have become continuous with the thick, enveloping wall. × 1280.

Fig. 39. Mature microspore packed with starch grains. × 1280.

Figs. 40—44. Development of male gametophyte.

Figs. 40—42. Early stages in growth of pollen tube. × 480.

Fig. 43. Pollen tube at conclusion of first year's growth, showing winter condition. × 480.

Fig. 44. Pollen tube soon after renewal of activity the following spring. × 480.

Plate XI.

Development of male gametophyte (cont.).

Fig. 45. Spirem of division of generative cell. × 640.

Fig. 46. Body nucleus *(b)*, and stalk nuclous *(s)* immediately after their formation. × 640.

Fig. 47. Body and stalk nuclei have passed down the tube, meeting tube nucleus *(t)* midway. × 640.

Fig. 48. Lower end of pollen tube, showing body cell with stalk and tube nuclei. × 640.

Fig. 49. The same, one week later. × 640.

Fig. 50. Body cell with stalk and tube nuclei during growth of pollen tube toward archegonia. × 640.

Fig. 51. Tip of pollen tube shortly after reaching archegonial chamber. Stalk and tube nuclei are indistinguishable from one another. × 480.

Plate XII.

Development of male cells.

Fig. 52. Tip of pollen tube shortly after formation of male cells. × 450.

Fig. 53. The same just before fertilization. The male cells have become spherical. × 450.

Fig. 54. Abnormal case where four male cells have been formed by the division of one body cell. × 600.

Fig. 55. Division of body cell nucleus — early prophase. A more or less continuous spirem is present and the chromatin granules are paired. × 1200.

Fig. 56. Prophase. Formation of chromosomes and development of spindle fibers. Reconstructed from two adjoining sections. × 1200.

Fig. 57. Metaphase. The chromosomes are becoming oriented at the equatorial plane and have already split longitudinally. Reconstructed from two adjoining sections. × 1200.

Fig. 58. Late telophase. Nuclei of male cells have been organized and a wall is being laid down between the two cells. × 1200.

Plate XIII.

Development of the megaspores from the megaspore mother cell and the first nuclear division of the germinating embryo sac.

Fig. 59. Longitudinal section through nucellus shortly before pollination, showing archesporial region. × 160.

Fig. 60. Megaspore mother cell in synapsis — nearly a year later than the stage represented in fig. 59. × 800.

Fig. 61. Spore mother cell undergoing heterotypic division. × 800.

Fig. 62. Longitudinal section through base of nucellus to show tapetum. × 392.

Fig. 63. Daughter nuclei of heterotypic division. Reconstructed from two adjoining sections. × 800. (In this figure the megaspore mother cell is drawn on a larger scale.)

Figs. 64, 65, 66. Various phases in the homotypic division of the megaspore mother cell. × 800.

Fig. 67. Group of three mother cells which have undergone division. Reconstructed from two adjoining sections. × 800.

Figs. 68, 69. Functional megaspore shortly before the first free nuclear division. The shriveled remains of the non-functional cells are still visible. × 800.

Fig. 70. Embryo sac after first free nuclear division. × 800:

Plate XIV.

Development of prothallium and formation of archegonia.

Fig. 71. Section of embryo sac containing sixteen free nuclei. × 800.

Fig. 72. Radial section of embryo sac shortly before the formation of prothallial tissue, showing nuclei dividing simultaneously. × 640.

Fig. 73. Section of megaspore membrane at the time of fertilization. × 800.

Fig. 74. Prothallium shortly after the development of primary walls. Radial section. × 640.

Fig. 75. The same. Surface view of inner, open ends of cells. × 640.

Fig. 76. The same. Optical section parallel to spore membrane. × 640.

Fig. 77. Radial section through prothallium at a later stage of development. × 640.

Fig. 78. Tip of prothallium after the formation of archegonia. × 80.

Plate XV.

Fig. 79. Mature central cell nucleus in tip of archegonium. × 640.

Figs. 80—85. Successive stages in division of central cell nucleus to form ventral canal nucleus and egg nucleus. × 640.

Figs. 86, 87. Egg nuclei and unusually well developed ventral canal nuclei shortly after their formation. × 640.

Plate XVI.

Figs. 88, 89. Ventral canal nuclei at the tips of archegonia in which the egg has been fertilized. × 306.

Fig. 90. Two nuclei resulting from the mitotic division of the ventral canal nucleus. × 306.

Fig. 91. Tip of prothallium shortly before fertilization showing group of archegonia and pollen tube in archegonium chamber. × 104.

Fig. 92. Mature egg nucleus. × 640.

Fig. 93. Nucleolus of central cell nucleus. × 1280.

Fig. 94. Tip of a pollen tube which contained one small and two large male cells. One of the latter has already entered an archegonium. × 306.

Fig. 95. Entrance of two male cells from one pollen tube into different archegonia. × 306.

Figs. 96—100. General appearance consugating male and female nuclei. The cytoplasm and starch of the male cell are indicated by the dotted lines. × 306.

Plate XVII.

Fertilization and the development of the proembryo.

Fig. 102. Male nucleus and egg in contact and surrounded by mantle of starch. × 640.

Fig. 103. Fusion nucleus. More or less definite spirems have already been organized. Partly reconstructed from two of the three sections into which the nucleus was cut by the razor. × 640.

Fig. 104. Fusion nucleus just before first segmentation division. Two distinct spirems are present. × 640.

Fig. 105. Late prophase in first division of fertilized egg. The chromosomes are being oriented at a common equatorial plane. × 640.

Fig. 106. Telophase of segmentation division. × 640.

Fig. 107. Daughter nuclei of segmentation division. × 640.

Fig. 108. Second free nuclear division of proembryo. × 392.

Fig. 109. The four nuclei resulting from this division. × 392.

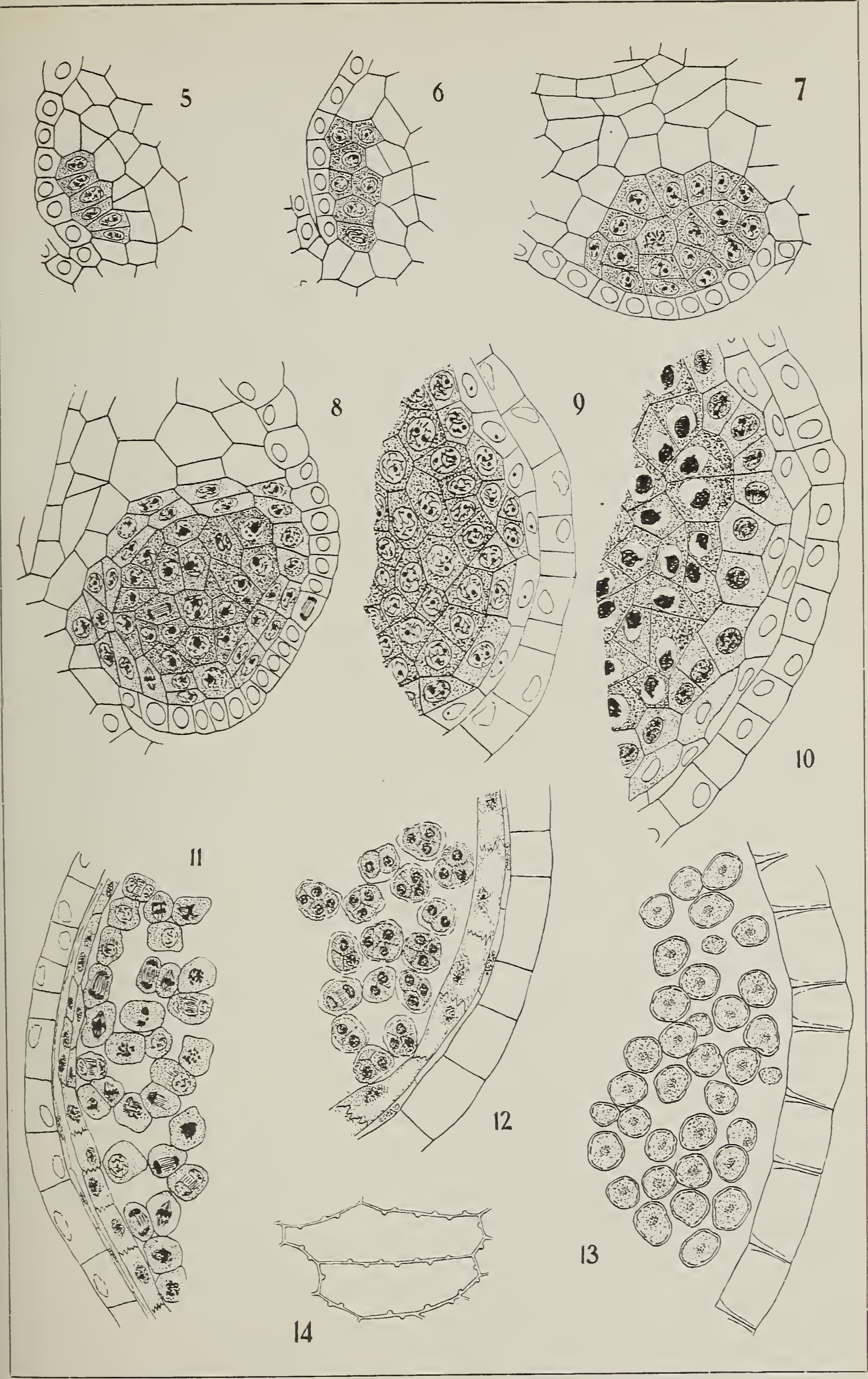
Fig. 110. Third free nuclear division of proembryo. × 392.

Fig. 111. An unusual instance where sixteen free nuclei are being developed before wall formation. × 306.

Fig. 112. First nuclear division following formation of walls. × 306.

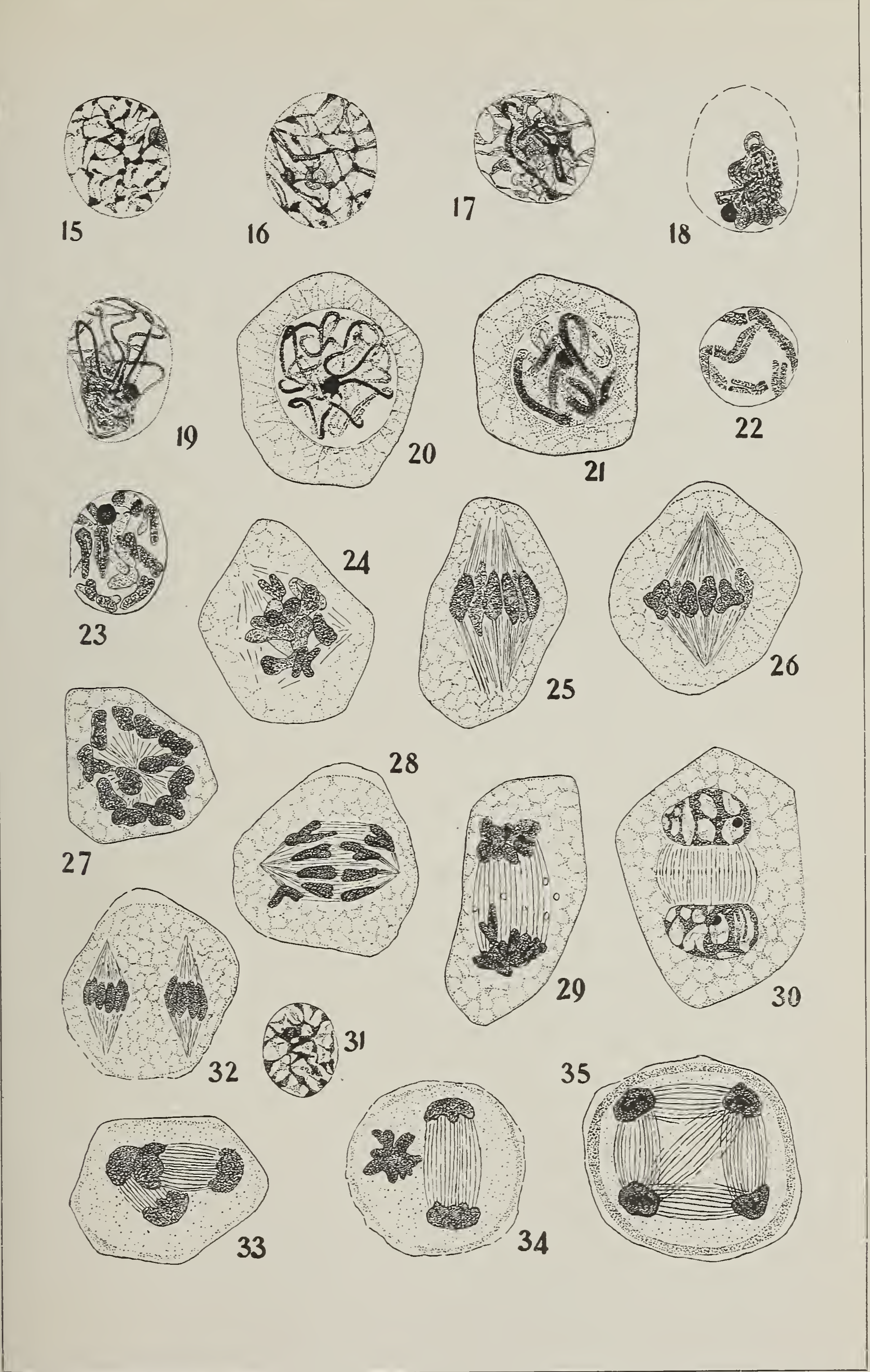
Fig. 113. The same completed. × 306.

Fig. 114. Proembryo after slight elongation of suspensors. × 160.

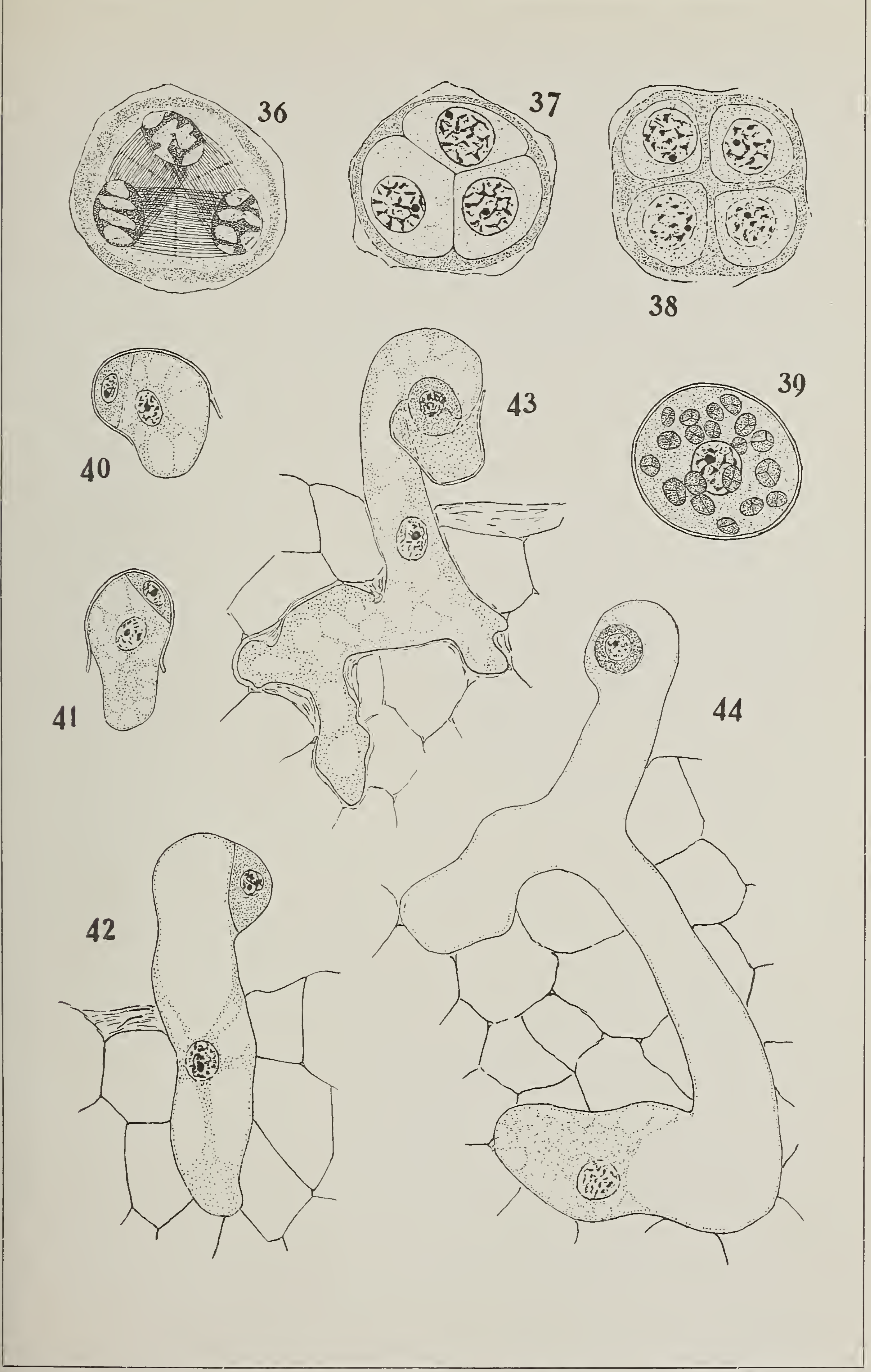


George E. Nichols.

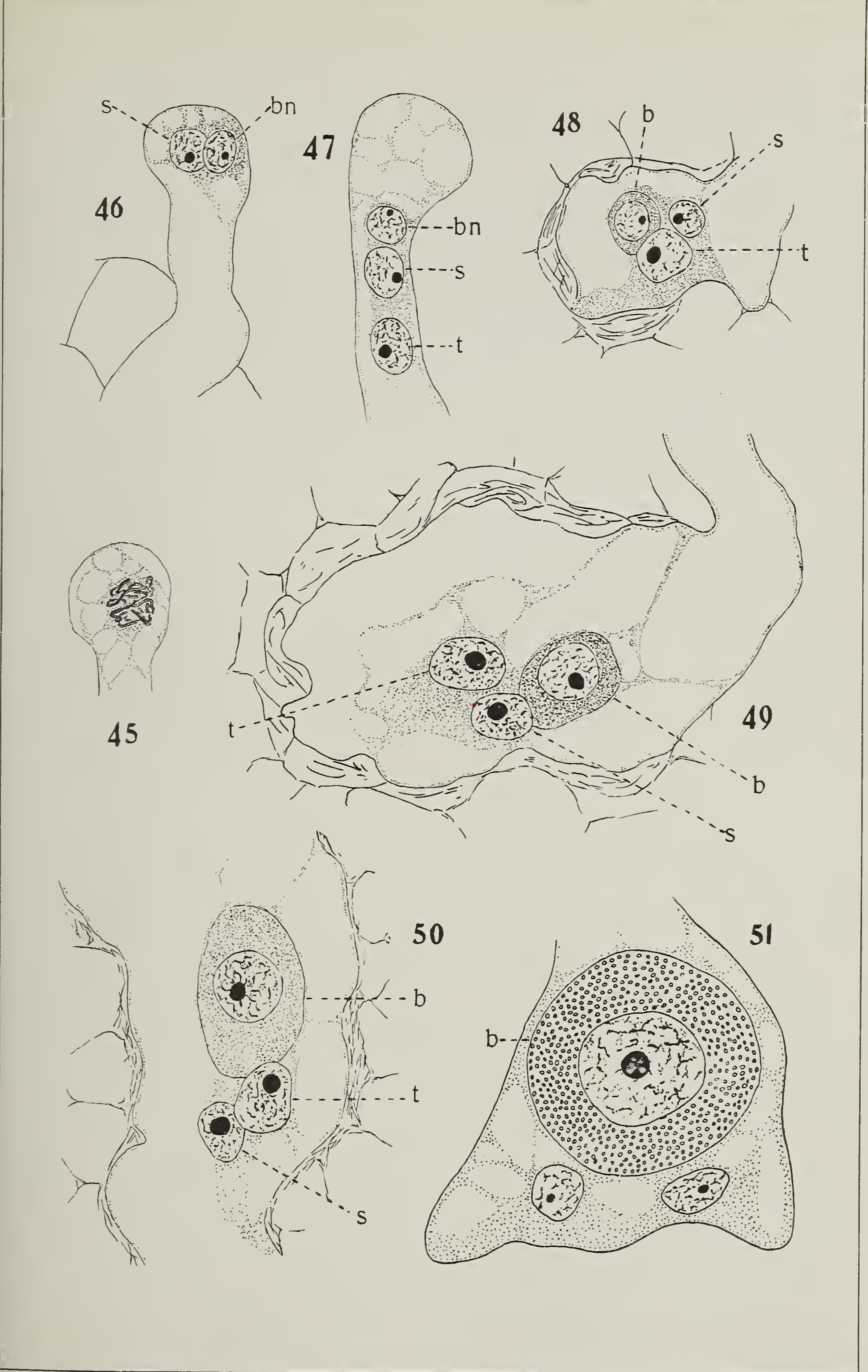
Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.


15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35

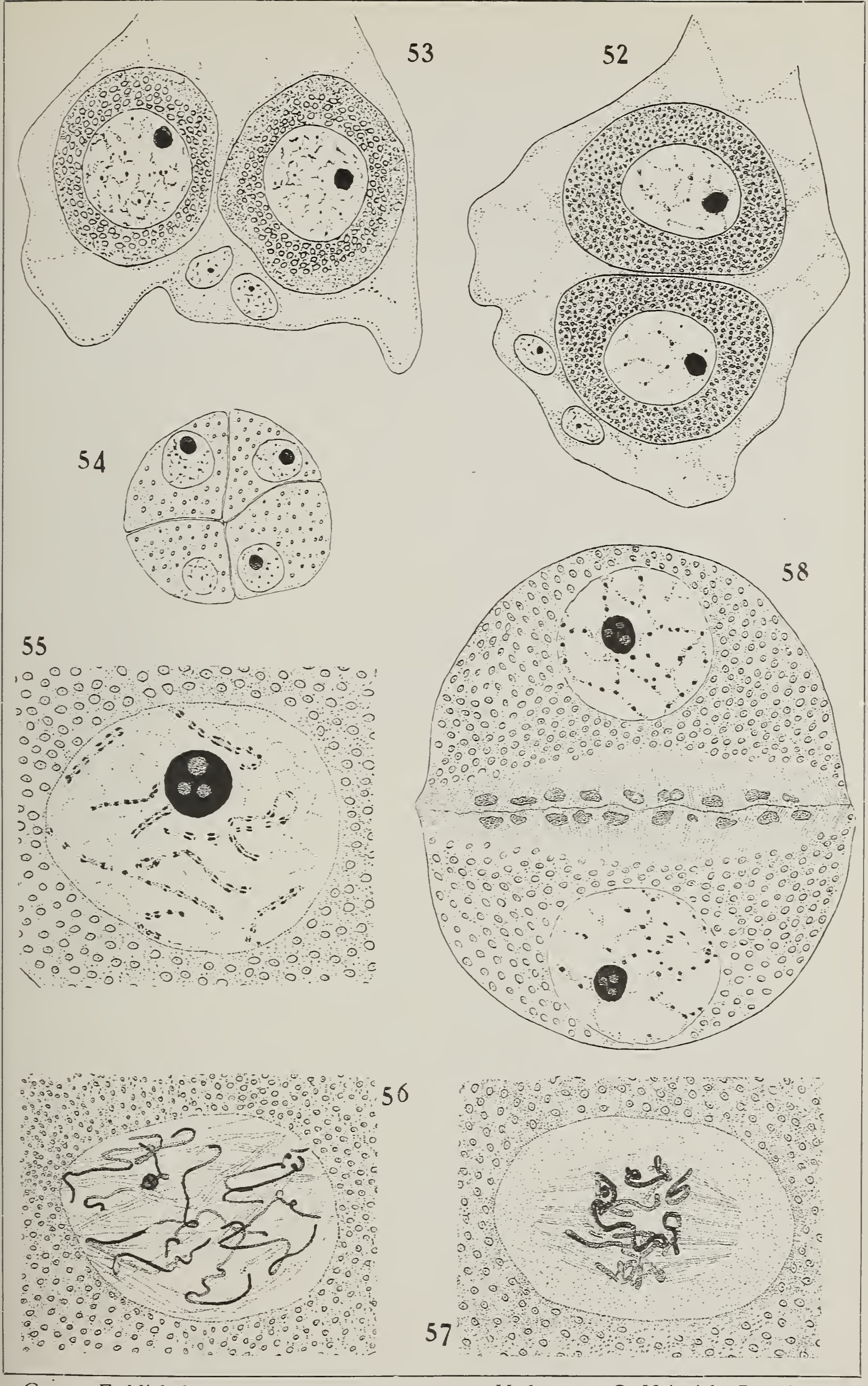

BRITISH MUSEUM
B
D
NATURAL HISTORY


36
37
38
39
40
41
42
43
44


BRITISH MUSEUM
B
D
NATURAL HISTORY

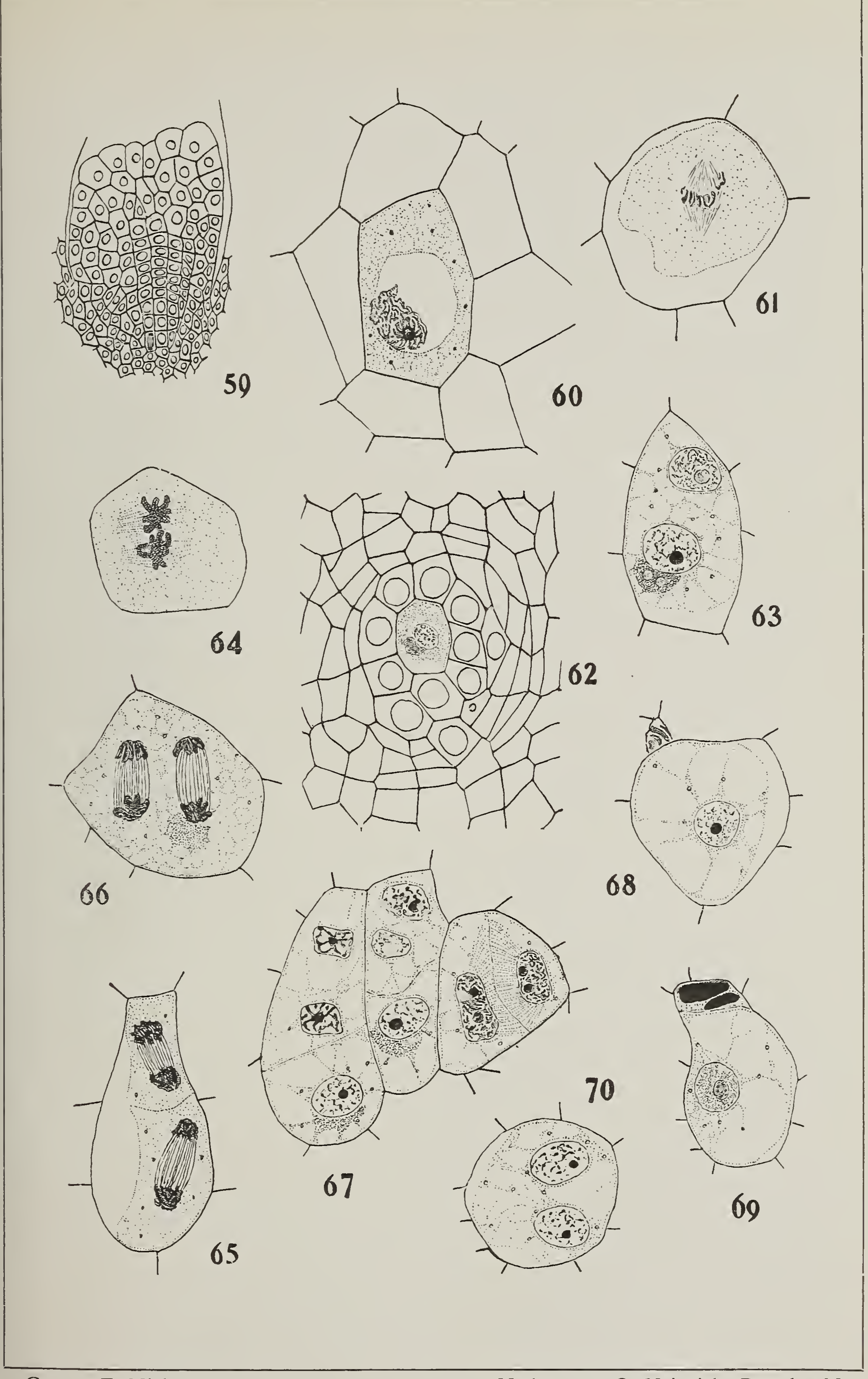

46
s
bn
47
bn
s
t
48
b
s
t
45
49
t
b
s
50
b
t
s
51
b

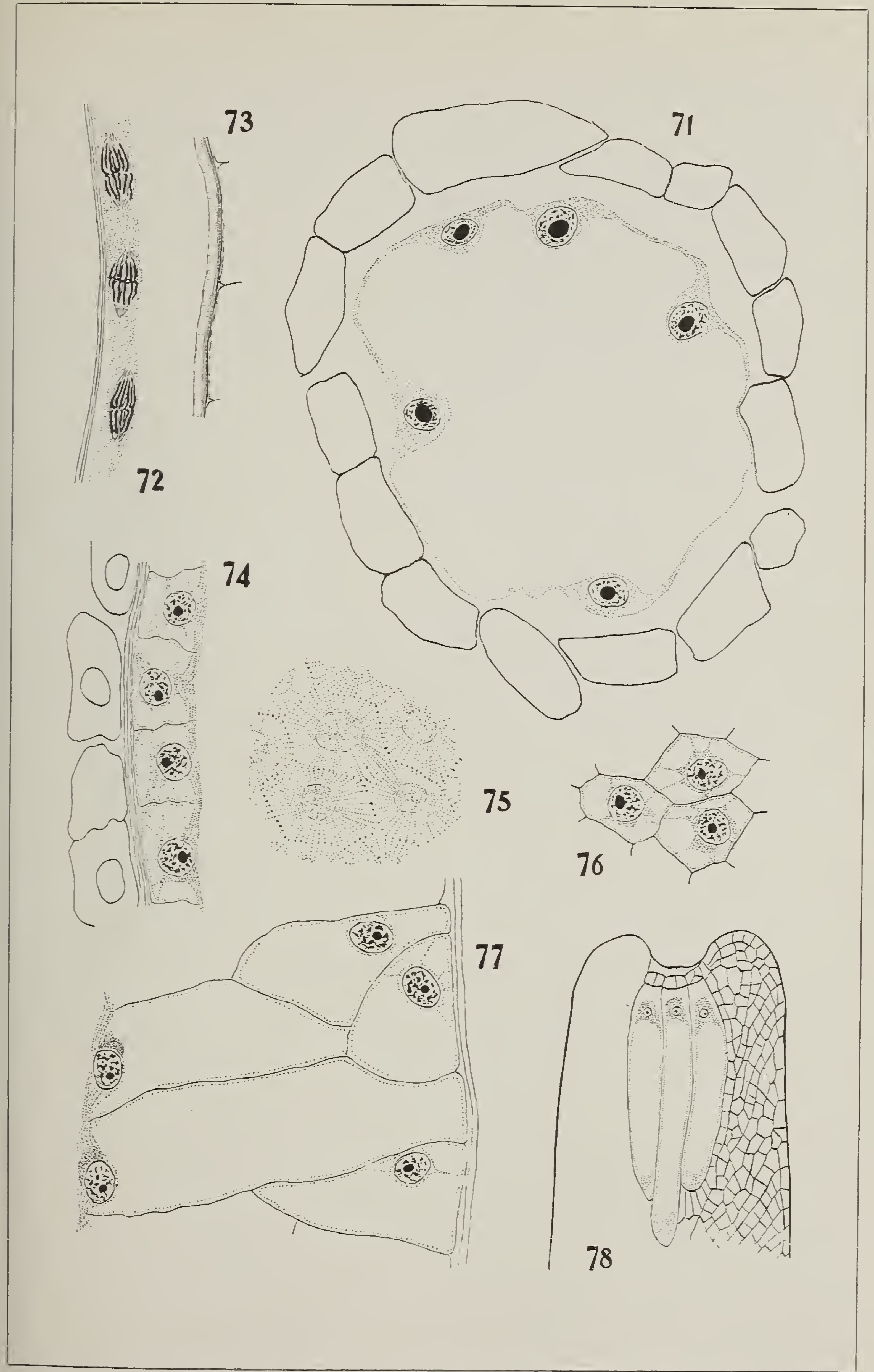




George E. Nichols. *Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.*

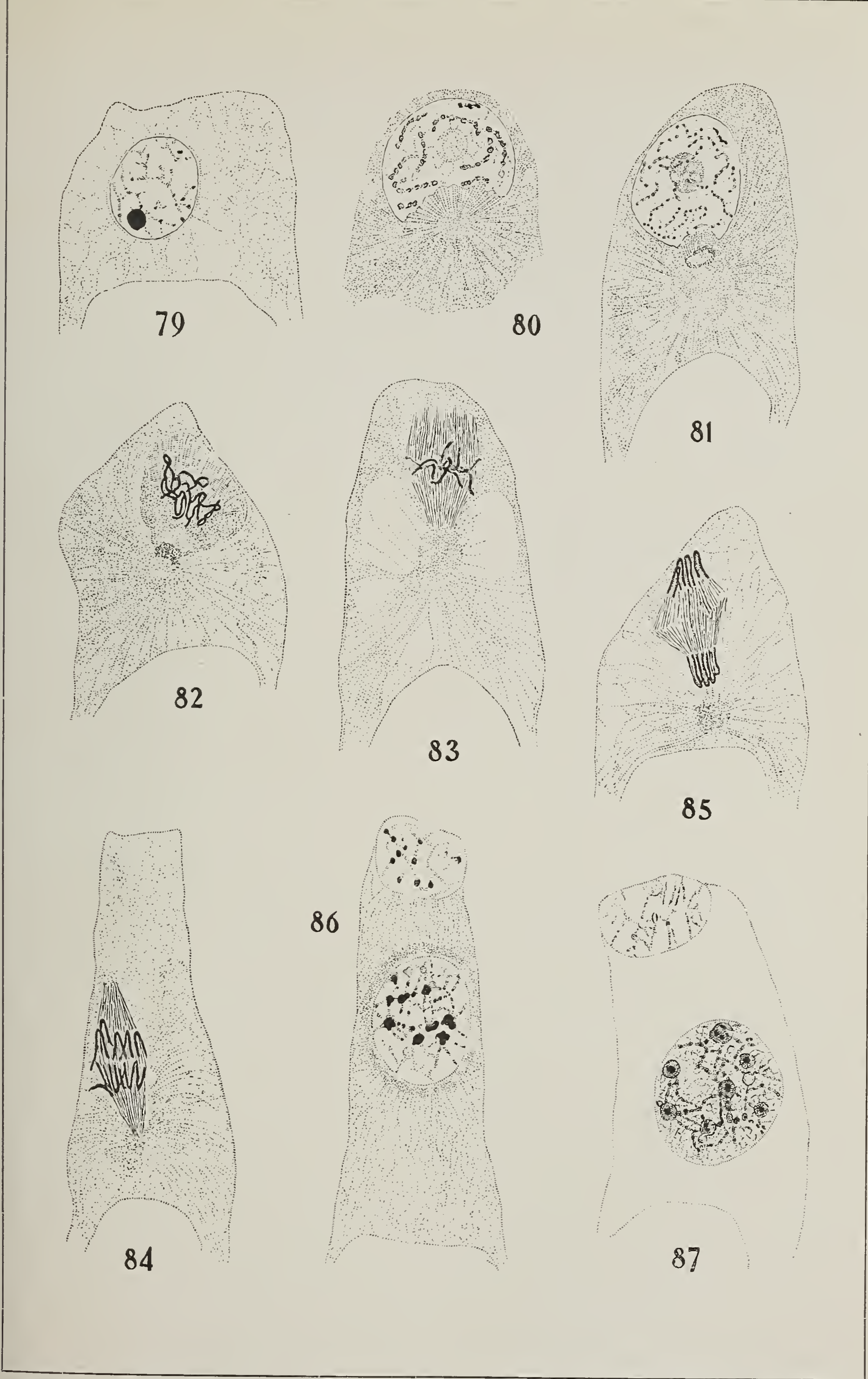

BRITISH MUSEUM
B
D
NATURAL HISTORY


59
60
61
62
63
64
65
66
67
68
69
70



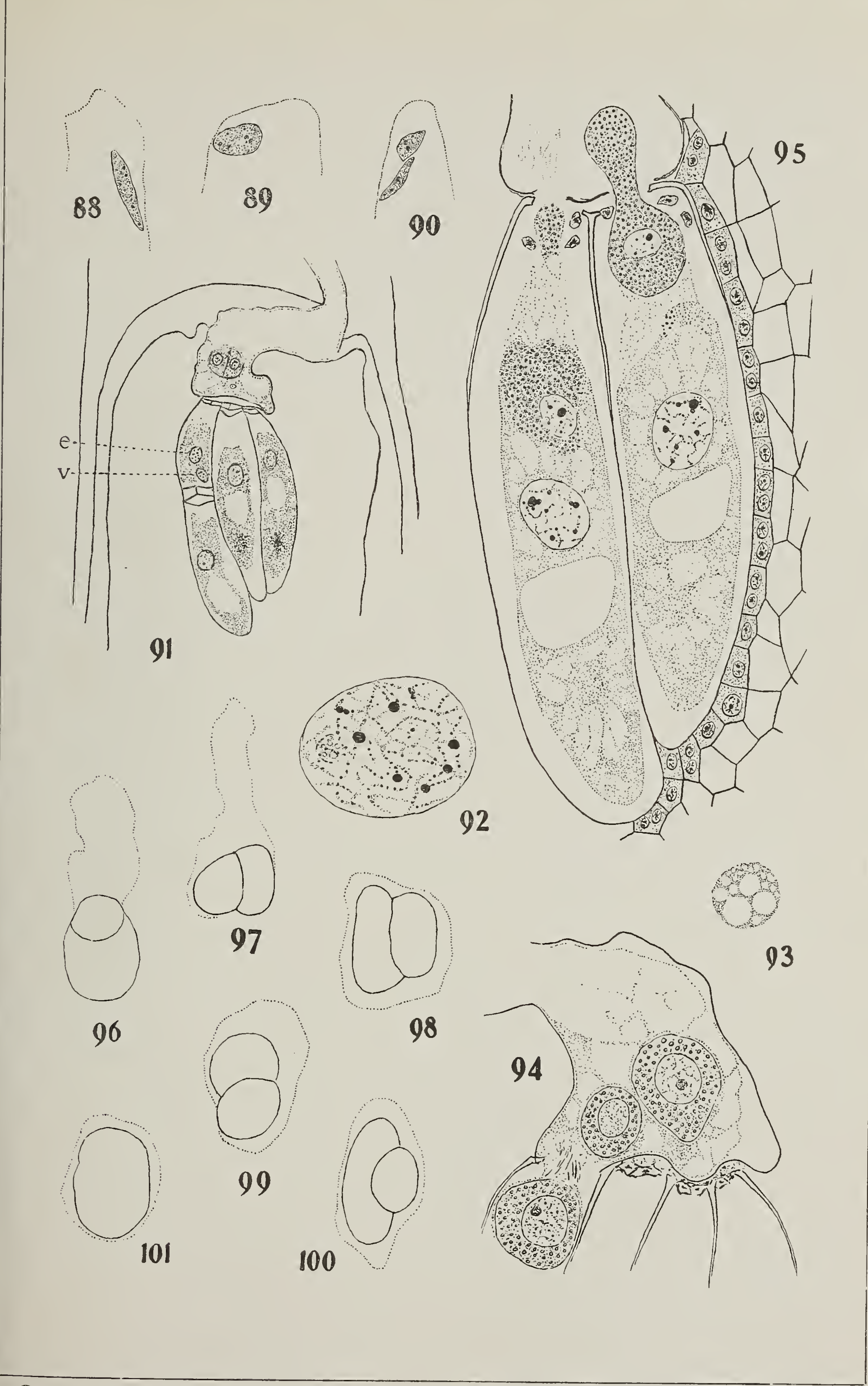
George E. Nichols.

Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.

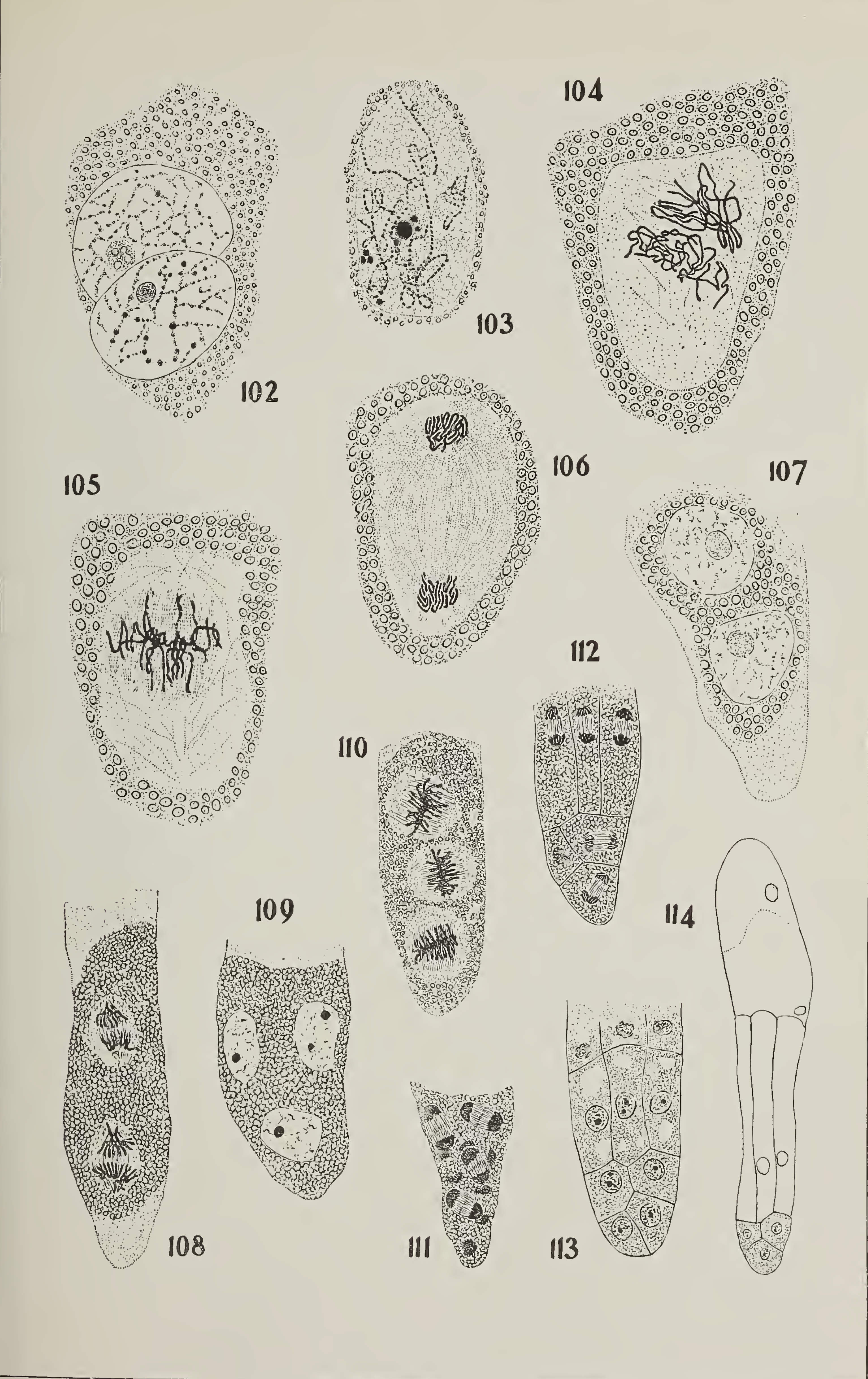


George E. Nichols. *Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.*





George E. Nichols. *Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.*


102
103
104
105
106
107
108
109
110
111
112
113
114

Beihefte

zum

Botanischen Centralblatt.

Original-Arbeiten.

Herausgegeben

von

Prof. Dr. O. Uhlworm und Prof. Dr. F. G. Kohl
in Berlin in Leipzig.

Band XXV.

Erste Abteilung:

Anatomie, Histologie, Morphologie und Physiologie der Pflanzen.

Heft 3.



1910
Verlag von C. Heinrich
Dresden-N.

Ausgegeben am 18. März 1910.

Inhalt.

Die Beiträge erscheinen in zwangloser Folge. Jeder Band umfaßt 3 Hefte. Preis des Bandes M. 16.—.

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen oder direkt vom Verlage C. Heinrich, Dresden-N.

Zusendungen von Manuskripten und Anfragen redaktioneller Art werden unter der Adresse: Professor Dr. O. Uhlworm, Berlin W., Hohenzollerndamm 4, mit der Aufschrift „Für die Redaktion der Beihefte zum Botanischen Centralblatt" erbeten.

Über die Beteiligung lebender Zellen am Saftsteigen bei Pflanzen von niedrigem Wuchs.

Von

P. A. Roshardt.

Mit 2 Abbildungen im Text.

Die Untersuchungen über die Betriebskräfte beim Saftsteigen hatten zunächst die Vorgänge in hohen Bäumen zu ihrem Gegenstand genommen. Hier trat das Ungenügende der „physikalischen Theorien" von Sachs, R. Hartig, Böhm u. a. am augenfälligsten zutage. Neben Westermaier (1883), Godlewski (1884) und Janse (1887) war es besonders Schwendener (1886, 1892, 1893), welcher die Mitwirkung lebender Zellen für die Wasserbewegung in stämmigen Bäumen mehr auf mathematischem Wege als Notwendigkeit nachwies.

Wie sich aber die Verhältnisse bei kleineren Pflanzen gestalten, darüber glaubte man vielfach nicht einmal Anlaß zur Fragestellung zu haben. Ganz abgesehen von jenen Physiologen, welche das Saftsteigen überhaupt als einen rein physikalischen Vorgang auffassen, gab es andere, welche zwar die Mitwirkung lebender Zellen für Bäume über eine bestimmte Höhe verlangten, dieselbe aber in niedrigen Pflanzen, wie Kräutern und Sträuchern, nicht zulassen wollten. Volkens hat zuerst diese Ansicht ausgesprochen. In seiner Abhandlung über Wasserausscheidung in liquider Form (1882) bemerkt er, „daß bei niedrigen Pflanzen Kräfte wie Wurzeldruck, Capillarität und durch negativen Druck hervorgerufene Saugung vollkommen genügen dürften, um das Aufsteigen des Wassers in den Gefäßen bis zum Gipfel zu erklären, bei hohen Bäumen aber dieselben Kräfte selbst in ihrer Gesamtwirkung bei weitem nicht ausreichen, um einen gleichen Effekt zu erzielen." (S. 17; vgl. auch S. 22.)

Diese Ansicht scheint meines Erachtens auch Schwendener zu teilen. Gelegentlich einer Kritik über die Abtötungsversuche einiger Autoren sagt er wörtlich (1892, S. 22): „Es ist jedoch

klar, daß ein getötetes, aber noch saftreiches Stengel- oder Wurzelstück, solange es nicht durch Thyllen oder Gummi verstopft wird, nach wie vor die Fähigkeit besitzt, Wasser in der Längsrichtung zu leiten, und daß diese Leitung in Wirklichkeit eintreten muß, sobald von dem einen Ende her Saugung stattfindet. Die dadurch veranlaßte Bewegung kann sogar eine recht ausgiebige sein, wenn das andere Ende mit einem Wasserreservoir in Verbindung steht, welches den nötigen Nachschub liefert. Ein solcher Pflanzenteil ist alsdann einem Lampendocht vergleichbar, der ja auch mit dem untern Ende in Flüssigkeit taucht, während die Flamme am oberen Ende den Verbrauch reguliert." Aus diesen Worten und den nachfolgenden Angaben dürfte sich ergeben, daß Schwendener für die Wasserbewegung in niedrigen Pflanzen, sowohl was die qualitative als auch die quantitative Seite des Vorganges anbelangt, rein physikalische Faktoren für ausreichend hält. Speziell für die Wirkung der Transpiration berechnet Schwendener ja als maximale Transpirationssaugung 4 bis 5 m. Janse (1887, S. 55) dagegen fand, daß selbst bei einer Druckdifferenz von 1 Atm. eine genügende Wassermenge nur auf 0,5 bis 1 m gehoben wird, und daß die Mitwirkung der lebenden Holzelemente notwendig angenommen werden muß für Dicotylen, welche 1 m und mehr hoch sind.

G. Haberlandt macht in seiner phys. Anatomie (1904, S. 283 und 284) eine ähnliche Unterscheidung wie Volkens, zieht aber die Grenze zwischen krautigen Pflanzen und Bäumen. Für jene sind seiner Ansicht nach der Wurzeldruck und die von den Blättern ausgehende osmotische Saugung unter gewissen Bedingungen vollkommend ausreichend, um den Vorgang der Wasserleitung genügend verstehen zu können; für hochstämmige Bäume dagegen hält er die nämlichen Kräfte für ungenügend.

Nach den vorliegenden Berechnungen und Versuchen ist also eine Unterscheidung nicht zu verwerfen. Selbst Godlewski (1884, S. 621) will seine Theorie nur auf Bäume, und wegen des analogen anatomischen Baues auf die Sträucher angewendet wissen. Wie sich die Sache bei den Krautpflanzen verhält, läßt er dahingestellt, bemerkt jedoch in Hinsicht auf das bekannte Experiment von Sachs (Vorlesungen, 1882, S. 330) mit abgeschnittenen jungen Halmstücken, „daß auch bei den Krautpflanzen die Mitwirkung des osmotischen Druckes in den oberirdischen Pflanzen nicht ausgeschlossen ist."

Wie nun die Verhältnisse bei niedrigen Pflanzen tatsächlich liegen, konnte also nur die experimentelle Forschung aufdecken, welche von Fall zu Fall zu entscheiden hatte, ob eine Arbeit der lebenden Stengelzellen im Spiele sei oder nicht. Eine Anzahl von Versuchen, welche Ursprung (1904, 1907 b) an Sträuchern und einigen Kräutern ausführte, hat denn auch Resultate im positiven Sinne ergeben und bereits etwelchen Aufschluß vermitttelt, welche Zellen hauptsächlich und in welcher Weise sie die Wasserleitung besorgen helfen.

Durch eine Bemerkung Ursprung's (1907, a. S. 42) veranlaßt, möchte die nachfolgende Arbeit die gemachten Versuche erweitern, um allenfalls zu erfahren, ob die Erscheinung, daß lebende und tote Elemente beim Wasserheben einander unterstützen, auch bei Kräutern und Sträuchern eine allgemeine sei, oder ob es Pflanzenarten und Individuen gebe, bei denen der Vorgang ohne die Mitbeteiligung lebender Zellen vor sich gehe.

Der Plan der Untersuchung ist kurz folgender: Bei einer großen Zahl verschiedener Arten wird am Stengel, Blattstiel oder an Zweigen und Ästen eine gewisse Strecke getötet und so im Bereich der saftleitenden Bahn eine Zone geschaffen, wo die Arbeit lebender Elemente ausgeschaltet ist und der Wassertransport allein von den physikalischen Faktoren bewältigt werden muß. Nachher beobachtet man, ob und wie lange genügende Saftmengen durch die getötete Strecke zu der transpirierenden Fläche strömen. Das sicherste Kriterium hierfür ist das Verhalten der Blätter. Bleiben diese frisch und zeigen sie gegenüber anderen Pflanzen derselben Art und desselben Standortes keinen Unterschied, so haben wir den sichern Beweis, daß genügend Wasser ohne die Lebenstätigkeit der im Versuchsgürtel gelegenen Zellen zur Verbrauchsstelle geschafft wird. Tritt aber Welken oder Verdorren der Blätter ein, so haben wir ein Zeichen dafür, daß die Wasserzufuhr ungenügend geworden ist. Diese Verminderung der Leitungsfähigkeit kann nun direkt von der Ausschaltung der lebenden Zellen herrühren; sie kann aber auch indirekt aus derselben hervorgehen, indem durch das Abtöten in der Pflanze Verhältnisse geschaffen werden, welche den Saftstrom hindern. Erst dann, wenn sich nachweisen läßt, daß sekundäre Ursachen nicht von Bedeutung sind und daß die Änderung im Saftstrom nur eine Folge von der Arbeitseinstellung der lebenden Stengelzone ist, folgt aus dem Experiment notwendig, daß die lebenden Zellen beim Saftsteigen mithelfen.

Inwiefern bei meinen Versuchen diese Bedingung verwirklicht wurde, soll im letzten Abschnitt erörtert werden; zuvor möge die Methode meiner Abtötungsversuche und das Verhalten der verschiedenen Pflanzen besprochen werden.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. A. Ursprung, spreche ich für alle Ratschläge, die er mir im Verlaufe der Untersuchungen zuteil werden ließ, meinen herzlichsten Dank aus.

I. Versuchsmethode.

Nach den vorgebrachten Bemerkungen ist es klar, daß nur intakte Pflanzen Verwendung finden durften, bei denen der organische Zusammenhang zwischen Wurzel und Stengel, zwischen Stengel und Blatt gewahrt blieb. Eine Öffnung der Leitungsbahnen würde die Druck- und Spannungsverhältnisse geändert, eine neue Absorptionsfläche geschaffen, überhaupt unnatürliche Zustände her-

vorgerufen haben. Es ist dies ein Fehler, der schon oft gerügt[1]) und oft begangen[2]) wurde.

Ebenso selbstverständlich ist, daß bei den Versuchen nicht bloß die qualitative, sondern auch die quantitave Seite des Wassertransportes berücksichtigt werden mußte. Denn mit der Tatsache, daß Wasser über die tote Strecke gehoben wurde, ist die Frage nach der Beteiligung der lebenden Zellen am Saftsteigen noch keineswegs beantwortet. Der Kernpunkt der Frage besteht ja gerade darin, ob die physikalischen Bedingungen allein den genügenden Wassertransport bewältigen können, ein Punkt, welcher ebenfalls von vielen hierher gehörigen Arbeiten[3]) nicht berücksichtigt wurde.

Um zu erfahren, ob und wie lange genügende Wasserquantitäten über die getötete Strecke gehoben werden, oder ob die Blätter nur von dem Wasservorrate in und oberhalb der getöteten Partie schöpfen und sich auf diese Weise eine zeitlang turgescent erhalten, schneidet man ganze Pflanzen über dem Boden ab, bezw. entsprechende Zweige oder Blätter, und vergleicht die abgeschnittenen und die abgetöteten Objekte. Die Differenz im Welken der Blätter gibt dann die Leistungstüchtigkeit der rein physikalischen Kräfte an.

Als Versuchsobjekt dienten Kräuter, Stauden und Sträucher, Vertreter unserer gewöhnlichsten Pflanzengattungen. Von jeder Spezies wurden gewöhnlich mehrere Versuche zu gleicher Zeit gemacht, oft deren zwanzig und mehr. Zu jeder Versuchsreihe kommen eine oder mehrere abgeschnittene Kontrollpflanzen bezw. -zweige oder -blätter. Die Schnittflächen wurden jeweilen sofort nach dem Abschneiden mit Asphaltlack, Paraffin oder Baumwachs verklebt. Die Kontrollpflanzen wurden nach Möglichkeit so gewählt, daß ihre Größen und Blattverhältnisse jenen der Versuchspflanzen selbst ähnlich waren. Das Abschneiden der Kontrollobjekte geschah nicht unter Wasser — einzelne vergleichende Proben ausgenommen —. Und dies aus folgendem Grunde: Beim Abschneiden unter Wasser hätte der allenfalls vorhandene negative Luftdruck in den Gefäßen ein Aufsaugen des Wassers in beträchtlicher Menge veranlassen und das Welken der Kontrollzweige über Gebühr verschieben können.

Das Alter der untersuchten Pflanzen aus derselben Spezies ist größtenteils das nämliche. Bedeutende Unterschiede werden bei der Besprechung der Versuche und in den Tabellen vermerkt. Die Zeit der Abtötungsversuche erstreckt sich über die Vegetationsperiode von 1907 und z. T. von 1908; die Dauer der einzelnen Versuche mit Kontrolle schwankte zwischen ein und acht Wochen.

---

[1]) Vgl. Ursprung (1904). — Schon 1864 hat Unger (Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Pflanzen. XIII. Studien zur Kenntnis d. Saftlaufes in den Pflanzen. Sitzungsb. d. kais. Akad. d. Wissenschaften. Bd. 44. [Sonderabdruck. S. 1 ff.]) auf die große Verschiedenheit der Wasseraufnahme und Wasserleitung abgeschnittener und unverletzter Pflanzen hingewiesen.

[2]) Aus diesem Grunde können die Versuche von Hansen (1883), z. T. auch jene von Janse (1887) und Strasburger (1891) übergangen werden.

[3]) Vgl. Ursprung (1904). — Jost, Physiologie. 1908. S. 84.

Die Untersuchungen wurden in einem geschlossenen Garten zu Freiburg ausgeführt, eine kleine Anzahl[1]) auf der Rigi, in der Umgebung von Rigi-Klösterli, in einer Höhe von 1600 bis 1700 m, eine weitere Anzahl im botanischen Institut in Freiburg, so z. B. alle Filtrationsbestimmungen und alle Versuche, wobei das aufgenommene Wasservolumen gemessen wurde.

Als Abtötungsmittel diente gewöhnlich Wasserdampf, in einigen Fällen kam auch Äther und Xylol zur Verwendung, in noch anderen wurden Pflanzen mit tiefen Temperaturen behandelt. Äther erwies sich für Krautpflanzen als weniger geeignet, indem sehr wahrscheinlich die Lösung mit dem Saftstrom in die Blätter stieg und die Blattzellen beschädigte. Deshalb mußten die Äther-Versuche mit *Convolvulus sepium, Cucurbita Pepo, Gnaphalium silvaticum, Alliaria officinalis, Galium aparine, Primula obconica, Achimilla coriacea* und *A. alpestris* und jene mit *Malva* als nicht beweiskräftig ausgeschaltet werden. Dasselbe gilt in beschränkterem Maße von Xylol als Abtötungsmittel, womit ich ähnliche Resultate erhielt bei *Begonia hybrida, Avena sativa* und z. T. bei *Impatiens sultani.* Bei mehreren Pflanzen, wie bei *Fragaria, Veronica hederifolia, Plantago, Campanula trachelium, Heracleum* wurde die Hubkraft der lebenden Elemente auch dadurch herabgesetzt, daß der Parenchymcylinder, welcher die Leitungsbahnen umschließt, entfernt wurde. Die Gefäße blieben dabei unverletzt, wie ich mich durch den mikroskopischen Einblick an Kontrollversuchen versichert habe und wie die ähnlichen Experimente Schimper's (1885) beweisen. Die freigelegten Leitbündel wurden mit Baumwachs, Asphaltlack oder Paraffin luftdicht gegen die Außenwelt abgeschlossen oder nackt gelassen. Dasselbe geschah bei den Versuchen mit Xylol, Äther und Wasserdampf. Äther und Xylol wurden zumeist mit einem Pinsel auf die Versuchszone aufgetragen, oder es wurde die Stengelpartie auf bestimmte Zeit in die Flüssigkeit getaucht.

Zum Abtöten mit Wasserdampf diente eine Eisenflasche, in welcher der Dampfstrom erzeugt wurde und welche mittelst Glasröhre und Schlauch mit einer Bleirohrgabel in Verbindung stand. Die Rohrgabel war derart gebogen, daß die Enden der Röhre diametral sich gegenüber fanden und bis auf ein oder zwei Zentimeter sich näherten. Dazwischen kam nun der Stengel zu liegen und durch langsames Auf- und Abbewegen des Rohres wurde die tödliche Operation in kurzer Zeit vollzogen. Bei Holzpflanzen umschloß ich die Versuchszone mit einem Messingrohr und ließ den Wasserdampf 15 bis 20 Minuten durch dasselbe strömen. Daß bei allen Abtötungsversuchen die Blätter und die Wurzeln vor den schädigenden Wirkungen des Dampfes sorgfältig geschützt wurden, bedarf kaum der Erwähnung.

---

[1]) Es sind dies die Versuche mit *Aconitum Napellus, A. lycoctonum, Alchimilla alpestris, A. coriacea. A pubescens, Trifolium badium, Geranium silvaticum, Oxalis, Helianthemum, Rhododendron, Gentiana asclepiadea, G. lutea, Tussilago, Adenostyles, Senecio* und *Gnaphalium silvaticum.*

Nach dem Versuch wurden die Versuchsobjekte mit einer Marke versehen. Name, Standort, Größe der Pflanze, bezw. des Zweiges oder Astes und der abgetöteten Strecke, die Lage derselben, die Zahl und Größe der Blätter, sowie die Zeit des Versuches wurde vermerkt. Eine schematische Zeichnung ergänzte in den meisten Fällen die Beschreibung, was bei der Kontrolle sich als vorteilhaft erwies.

Bei der besonderen Beschaffenheit der krautigen Pflanzen war es gegeben, auf die Knickung der Stengel und Blattstiele und auf die dadurch bewirkte Verengung der Leitungsbahnen wohl zu achten. Ich habe hierauf Rücksicht genommen, indem ich bei sehr vielen Kräutern unverletzte Stengel einknickte und sie in scharfer Biegung festgebunden hielt. Diese Vorsicht erwies sich als überflüssig; denn in keinem Falle ist aus der Knickung ein sichtlicher Nachteil für die Wasserleitung hervorgegangen.

Für eine richtige Wertung der Versuche wollte ich mir einen Einblick in den Luft- und Wassergehalt der Gefäße verschaffen. Das konnte bei dem Umfang meiner Versuche allerdings nur in beschränktem und unvollkommenem Maße geschehen. Immerhin glaube ich, für meinen Zweck einige wertvolle Aufschlüsse erhalten zu haben. Die Art und Weise, wie die Bestimmungen ausgeführt wurden, ist folgende: Mit Schwendener's Doppelzylinder wurden an entsprechenden Individuen desselben Ortes von derselben Art 17 mm lange Stücke aus den Blattstielen oder Stengeln herausgeschnitten und rasch in Luft, ohne Deckglas, untersucht. Die Herstellung der Schnitte nahm nur wenige Augenblicke in Anspruch. Ein erster Blick in das Mikroskop zeigte, daß in vielen Gefäßen Luft und Wasser in Jaminschen Ketten sich fand. Die Länge dieser Säulen wurden mit dem Ocularmikrometer gemessen. Dieselben mit dem Zeichenprisma zu fixieren, war besonders bei reger Transpiration unmöglich. Sehr oft konnte ich überhaupt nur schätzungsweise vorgehen. Denn es dauerte oft nur wenige Sekunden und die Jaminschen Ketten veränderten sich. Führten die Gefäße homogenen Inhalt, so war nicht immer von vornherein zu sagen, ob er aus Luft oder Wasser besteht. In den meisten Fällen aber hob sich der Zweifel bald. Nach einigen Sekunden oder Minuten, oft aber auch erst nach 10 und 12 Minuten, konnte man beobachten, wie die Menisken der ganzen Gefäßlänge nach sanken, bald langsam, bald sehr schnell. Dieser Vorgang ließ keinen Zweifel, daß die genannten Gefäße ganz mit Wasser erfüllt waren. Zu bemerken ist auch, daß der Luft- und Wassergehalt sich nicht namhaft änderte, wenn die Schnitte statt in Luft in Wasser untersucht wurden.

Eine letzte Bemerkung betrifft die Messung des Filtrationswiderstandes bei *Aristolochia Sipho, Aruncus silvester, Lycium barbarum* u. a. Die Bedeutung dieser Experimente wird anderswo besprochen; hier möge nur deren Verlauf beschrieben werden.

Ein genügend großer Wasserbehälter stand mit einem zusammenhängenden System von T-Glasröhren, die in gleicher Höhe angeordnet waren, so in Verbindung, daß direkt unter dem senk-

rechten Ausflußrohr der einzelnen T-Röhren ein Wasserdruck von ca. 125 cm herrschte. Mittelst dieser Einrichtung konnten zu gleicher Zeit über 20 Messungen vorgenommen werden. Das zu prüfende Zweigstück wurde mittels eines kurzen Schlauches an den Filtrationsstrom angeschlossen, nachdem dessen Länge und Dicke gemessen und die Schnittflächen an beiden Enden erneuert worden waren. Vor jeder Bestimmung wurde die Erneuerung der Schnittflächen wiederholt, da bekanntlich schleimige Substanzen, die beim Anschneiden aus den Zellen austreten, oder auch schleimige Produkte von Bakterien die äußersten Enden der Gefäße nach und nach verstopfen können (v. Höhnel, 1879, S. 319).

Die filtrierte Wassermenge wurde in einem Meßzylinder, an welchem noch $^1/_{10}$ cm^3 genau abgelesen werden konnte, aufgefangen. Als Filtrationsflüssigkeit wurde filtriertes Brunnenwasser benutzt, während die Filtrationsrichtung mit der des normalen Wasserstromes zusammenfiel.

II. Abtötungsversuche.

Die Abtötungsversuche erstrecken sich über 131 Arten[1]) und 59 Familien der Phanerogamen. Die Großzahl wurde an freiwachsenden Exemplaren ausgeführt, eine Reihe auch an Topfpflanzen, die im Zimmer gezogen wurden. In der folgenden Besprechung ordne ich die Versuche nach der systematischen Stellung ihrer Objekte. Innerhalb der einzelnen Familien aber lasse ich dieselben meistens so folgen, wie sie sich zeitlich aneinander reihen. Die Zahl, welche in Klammern der betreffenden Familie beigefügt ist, bezieht sich auf die entsprechenden Nummern der Belege, S. 280 ff.

A. Besprechung der einzelnen Versuche.

Gramineae. (1—12.)

Versuche wurden gemacht mit *Bromus sterilis, Bromus hordeaceus, Dactylis glomerata, Poa pratensis, Agropyrum repens, Glyceria plicata, Arrhenatherum elatius, Lolium perenne, Cynosurus cristatus, Secale cereale, Miscanthus polydactylos* Voss. und *Bambusa aurea* hort. Mit Ausnahme von *Secale, Miscanthus* und *Bambusa* wurden jeweilen 5 bis 10 gleichbeschaffene Halme auf dieselbe Länge abgetötet. Das Verhalten der Gräser war verschieden, trotzdem die Vertreter dieser Familie mehr als jeder anderen in ihrem morphologischen Bau übereinstimmten. Deutliches Welken war nur bei *Bromus hordeaceus* zu beobachten; bei anderen Spezies traten teils gelbrote Flecken auf, teils stellte sich gleichmäßige

---

[1]) Die Versuche mit Äther an *Galium aparine* u. *Gnaphalium silvaticum* sind hier mitgerechnet; ebenso die Xylolversuche mit *Avena sativa* u. *Impatiens sultani.*

Gelbfärbung der Blätter ein, worauf dieselben allmählich in den Zustand der Dürre übergingen. Im allgemeinen offenbarte sich der Wassermangel zuerst an den Blattspitzen, und zwar nahm die Verfärbung an den untern Blättern ihren Anfang. Die oberen welkten und dorrten zuletzt. Am längsten blieben die Halme wasserhaltig und an ihnen wieder die Blüten- und Fruchtähren und die Gelenkpolster. Oft kam der Wassermangel durch Falten und Aufrollen der Blätter zum Ausdruck (*Agropyrum*, *Bambusa*).

Wenn wir die Versuche mit 10 cm (bezw. 6 cm bei *Miscanthus*) langer toter Zone zusammenstellen und jenen Pflanzen, welche zuletzt dorrten, die ersten Plätze einräumen, so erhalten wir die folgende Reihe: *Bromus sterilis* (nach 17 Tagen dürr), *B. hordeaceus* (16 Tage), *Bambusa* (13 Tage), *Dactylis* (12—14 Tage), *Glyceria* (10 Tage), *Poa* (9 Tage), *Lolium* (9 Tage), *Arrhenatherum* (ca. 8 Tage), *Miscanthus* (7 Tage), *Secale* (ca. 7 Tage).

Bei 20 cm langer abgetöteter Strecke ergibt sich, entsprechend geordnet, die folgende Zusammenstellung: *Agropyrum* (12—13 Tage), *Bromus hordeaceus* (12 Tage), *Bambusa* (10 Tage), *Glyceria* (8 Tage), *Poa* (5—7 Tage), *Miscanthus* (2—5 Tage bei 22 cm langer Zone).

Wollen wir bestimmen, wie lange genügende Wassermengen die tote Strecke durchströmten, so müssen wir die Empfindlichkeit der Blätter mit in Betracht ziehen. Sie ist am größten bei *Miscanthus;* die Kontrollpflanzen welkten am gleichen Tage, an dem sie abgeschnitten wurden und waren nach 2 Tagen dürr. In absteigender Linie folgen: *Arrhenatherum, Poa, Glyceria, Bromus sterilis, Agropyrum, Lolium, Bambusa, Secale, Dactylis, Cynosurus* und *Bromus hordeaceus.*

Somit dauert tatsächlich der Wassertransport über die 10 cm getötete Strecke am längsten bei *Bromus sterilis.* In fallender Linie folgen widerum *Bambusa, Bromus hordeaceus, Miscanthus, Arrhenatherum, Dactylis, Glyceria, Poa, Lolium.* Nehmen wir an, daß nur der Ausfall der lebenden Zellen dieses Kräftedefizit bedingte, und sehen wir von individuellen Verschiedenheiten ab, so haben wir in dieser Reihe die Gräser derart geordnet, daß jene die Reihe beschließen, deren vitale Kraftkomponenten für den Wassertransport am größten sind.

Sehr deutlich ist aus den Versuchen die Beziehung zu erkennen, welche zwischen der Länge der getöteten Strecke und zwischen der Zeit besteht, die bis zum Eintritt des Wassermangels verstreicht. Selbst bei geringem Unterschied in der Versuchszone ist sehr oft noch ein verschiedenes Verhalten der Pflanze zu beobachten, so daß der Satz allgemeine Geltung haben dürfte: J e k ü r z e r d i e a b g e t ö t e t e S t r e c k e g e w ä h l t w i r d, d e s t o l ä n g e r h ä l t d i e T u r g e s c e n z d e r B l ä t t e r a n; j e l ä n g e r a b e r d i e Z o n e i s t, u m s o r a s c h e r t r i t t W a s s e r m a n g e l e i n.

Araceae. (13.)

Versuchsobjekte waren kräftige Pflanzen von *Arum maculatum*, welche im Halbschatten von *Aesculus Hippocastanum* und *Sambucus*

ihre großen Blätter entfaltet hatten. Die Versuche wurden in 2 Reihen ausgeführt, die einen am 26. April, die anderen am 6. Mai. Als Abtötungsmittel dienten Äther, Xylol und Wasserdampf.

Während nun die abgeschnittenen Blätter nach 1, bezw. 2 Tagen welkten, erhielten sich die Blätter mit abgetöteten Stielen fast 9 Tage turgescent. Verstopfungen konnte ich nur einmal in einem einzigen Gefäß feststellen. Sie füllten aber das Gefäß nur zum Teile aus, so daß schon deshalb von einer Verminderung der Wasserleitung nicht die Rede sein kann. Oberhalb der Versuchszone fand ich sehr viel Stärke, welche hier sowie in den Blattnerven schon makroskopisch nachzuweisen war, man brauchte nur Schnitte aus den betreffenden Partien mit Jod-Jodkali-Lösung zu behandeln. An normalen Blättern und Blattstielen konnte das unbewaffnete Auge die Reaktion nicht wahrnehmen. Offenbar müssen die Assimilationsprodukte in Form von Stärke aufgespeichert worden sein, da ihre Ableitung durch den Tod der Stengelzellen unmöglich geworden war.

Knickung der Blattstiele ist für den Wassertransport ohne schädliche Einwirkung; denn mehrere unversehrte Blätter, deren Stiele in scharfer Kante festgebunden wurden, zeigten nach 14 Tagen nicht die geringste Spur von Welkerscheinungen. Dagegen konnte aber auch die Verkleidung der getöteten Zone mit Asphaltlack oder Paraffin das Welken nicht aufhalten, was ich durch mehrere Kontrollversuche feststellte. Ferner ist nicht zu verkennen, daß eine längere Versuchszone rasches Welken, eine kurze aber langsames Welken verursacht, wenn wir die Versuche mit ähnlichen Blattverhältnissen miteinander vergleichen und besonders den Anfangstermin des Dorrens ins Auge fassen. Das Verhalten der Pflanzen war ziemlich dasselbe, ob für das Abtöten Wasserdampf, Xylol oder Äther verwendet wurde. Ob die verschiedene Größe der Blattfläche das Welken verlangsamt oder beschleunigt, ist aus dem vorliegenden Material nicht zu ersehen.

Commelinaceae. (14.)

Aus dieser Familie wurde *Tradescantia viridis* abgetötet. Dies geschah teils mit Wasserdampf, teils mit Xylol, teils mit tiefen Temperaturen von — 7° bis — 10° C.. Bei 0° C. nahm die Pflanze keinen Schaden; denn obgleich mittelgroße Stengel auf 15 cm Länge volle 4 Stunden in schmelzendem Schnee gelegen hatten, trat eine Veränderung nicht ein. Die Anwendung der Temperaturen — 7° bis — 10° geschah in der Weise, daß der Zweig in ein Gefäß mit Schnee gelegt wurde, dessen Schmelzpunkt man mit Kochsalz erniedrigte und ca. 20 Minuten konstant erhielt.

Ich wiederholte die Versuche mit Temperaturen von — 0,5 bis — 1° C.

Alle Versuche, auch jene mit Xylol, stimmten miteinander überein. Nach ca. 5 Tagen welkten die Zweige, wenn die Zone 10, resp. 12 cm betrug; nach etwa einem Monat trat Dürre ein und

zwar begann die Verfärbung der Blätter unten und drang so langsam gegen die Sproßspitze vor, daß öfters 3 Tage bis 1 Woche verstrichen, ehe sie um ein Internodium weiter vorgeschritten war.

Ganz ähnlich verhielten sich die abgeschnittenen Zweige. Sie welkten nach 4 bis 5 Tagen, dorrten nach 27 bis 30 Tagen. Der Wassertransport ohne die Betriebskraft, die von den lebenden Stengelzellen stammt, ist also sehr gering. Das langsame Vordringen des Wassermangels ist von Glied zu Glied des Stengels deutlich zu verfolgen.

Es kommt diese Erscheinung durch das bekannte Wasserdeplacement zustande. Schneidet man nämlich — um das Experiment von E. Pringsheim (1906) zu wiederholen — den Stengel zwischen je zwei Blättern entzwei und hängt die einzelnen Stengelglieder mit dem zugehörigen Blatt im Zimmer frei auf, so bemerkt man, daß alle älteren Blätter gleichzeitig, die jungen aber schon vorher welken und dorren. Während also am vollständigen Zweig die älteren Blätter zugunsten der jüngeren Organe ihren Wassergehalt vermindern, tritt die Wasserarmut der jungen Blätter rasch zu Tage, wenn das Wasserdeplacement verhindert wird.

Zu bemerken ist noch, daß auch bei geringem Längenunterschied der abgetöteten Zonen ein verschiedenes Verhalten der Blätter, wenigstens was das Welken anbetrifft, sich bemerkbar macht. Verkleidung mit Asphaltlack, Paraffin oder Baumwachs dagegen ist ohne Bedeutung.

Liliaceae. (15—17.)

Aus dieser Familie wurden *Convallaria majalis, Hemerocallis fulva* und *Hostia plantaginea* Aschers. abgetötet, bei *Convallaria* und *Hostia* die Blattstiele, bei *Hemerocallis* teils einzelne Blätter, teils ganze Pflanzen mit Blättern und Blüten. *Convallaria* blieb sehr lange turgescent. Erst nach 20 Tagen traten deutliche Anzeichen des Wassermangels auf. Aber auch die Kontrollpflanzen blieben über 8 Tage hindurch vollkommen frisch. Die lange währende Turgescenz ist aber nicht einzig der Leistungsfähigkeit der physikalischen Faktoren zuzuschreiben. Sie vermochten nur etwa 8 Tage lang das Blatt in genügender Weise mit Wasser zu versehen. Trotzdem die Versuchszonen zwischen 1 und 6 cm schwankten, welkten und dorrten die Blätter ziemlich gleichzeitig.

Bei Hemerocallisblättern hingegen ist der Unterschied im Welken infolge ungleicher Versuchszone ins Auge fallend. Über die lange Strecke wurde 9 Tage lang, über die kurze sogar 14 Tage lang genügend Wasser geleitet. Der Wassermangel machte sich bei den einzelnen Blättern an deren Spitze zuerst bemerkbar und schritt langsam gegen die Basis vor. An den vollständigen Pflanzen, bei welchen die Länge der getöteten Zone zwischen 1 und 4 cm gewählt wurden, welkten zuerst die ältesten Blätter. Sie waren bereits dürr, als die jüngeren an der Spitze sich verfärbten und die Blüten noch in voller Turgescenz prangten.

Bei *Hostia* tritt deutliches Welken nur an den abgeschnittenen Kontrollblättern auf. Die anderen Blätter bleiben längere Zeit unverändert, um dann zu gelben und endlich zu dorren. Der Wassertransport und somit die Leistung der physikalischen Faktoren ist gering, wie sich aus den Tabellen ergibt. Die Bekleidung der getöteten Strecke ist hier wie bei *Hemerocallis* wirkungslos; ebenso das Einknicken der Blattstiele.

Amaryllidaceae und Iridaceae. (18—19.)

Es wurden Blätter von *Narcissus pseudonarcissus* abgetötet. Die Länge der Versuchszonen schwankt zwischen 6 und 15 cm, ist aber ohne bedeutenden Einfluß auf das Verhalten der Blätter geblieben. Die Kontrollblätter und die abgetöteten Blätter welkten fast zu derselben Zeit. Die lebenden Elemente mußten also bedeutende Betriebskräfte liefern. Allfällige durch Einbiegen bewirkte Verengung der Leitungsbahnen innerhalb der toten Strecke ist nach den Parallelversuchen mit normalen Blättern belanglos für den Wassertransport.

Bei *Gladiolus* spec. war ein deutlicher Unterschied im Verhalten der Blätter zu sehen, wenn der Pflanzenstengel auf kurze oder lange Strecke getötet wurde. Das Abtöten geschah mit Wasserdampf. Deutliches Welken, sowie ein Fortschreiten des Wassermangels von der Spitze bis zum Blattgrund, wie es bei den Gräsern und bei *Hemerocallis* zu beobachten war, tritt hier nicht auf. Bei 10 cm langer Versuchszone dauerte der Wassertransport zu den Blättern ca. 10 Tage an, bei 30 cm etwa 5 Tage.

Urticaceae und Cannabinaceae. (20—21.)

Von *Urtica dioica* wurden Blattstiele und Pflanzenstengel mit Wasserdampf abgetötet. Die Blätter welkten sehr rasch, die Sprossen langsamer, obwohl die Versuchszone im ersten Fall 2 bezw. 5 cm, im letzten Fall 60 cm betrug. Verkleidung mit Asphaltlack war ohne Wirkung. Bei allen Versuchen wurde nach dem Ausschalten der lebenden Zellen die Wasserleitung sehr rasch eingestellt.

Von *Cannabis sativa* wurden blattarme, männliche und blattreiche, weibliche Exemplare abgetötet. Die blattarmen Pflanzen blieben viermal solange turgescent als die blattreichen, auch wenn die abgetötete Strecke bei jenen bedeutend größer war als bei diesen. Es scheint also, daß bei der Hanfpflanze eine größere Blattfläche das Welken beschleunigt, daß Wasserverbrauch und osmotische Saugung der Blattzellen nicht parallel gehen, da Verstopfungen in keinem Falle nachgewiesen werden konnten. Allerdings trifft diese Annahme nur zu, wenn die Stengelzellen bei beiden Geschlechtern gleiche Arbeit leisten. Die abgeschnittenen Kontrollpflanzen waren schon 10 Minuten nach dem Öffnen der Leitungsbahnen welk, die abgetöteten Pflanzen 1—4 Tage nach dem Versuch. Die Wassermenge, welche ohne die Mitwirkung

der ausgeschalteten Stengelzellen gehoben wurde, erwies sich also sehr bald als ungenügend.

Von Interesse ist, daß an den Versuchspflanzen zuerst die oberen, dann die unteren Blätter welkten und daß die männlichen, blattarmen Individuen, obwohl sie lange nach den blattreichen ihre Turgescenz eingebüßt hatten, vor denselben dorrten.

Polygonaceae. (22—25.)

Die abgetöteten Objekte waren Stengel von *Rumex acetosa, Polygonum aviculare, Polygonum virginianum* L. und Blatteile von *Polygonum virginianum* und *Rheum undulatum.* Durchgehends ist sehr deutlich zu beobachten, daß die Länge der abgetöteten Strecke in umgekehrtem Verhältnis steht zu der Zeit, während welcher die Blätter turgescent bleiben. Im übrigen ist das Verhalten sehr verschieden. Am längsten bewahrten die Blätter von *Rheum* ihre Turgescenz, trotzdem die getöteten Partien sehr bald zusammenschrumpften. Bei 12 cm langer Versuchszone dauerte der Wassertransport in genügendem Umfange 12 Tage an, bei 2 cm langer Zone sogar 14 Tage. Die Arbeit der physikalischen Kräfte ist also sehr bedeutend, wenn wir *Rheum* mit *Rumex, Polygonum aviculare* und besonders *Polygonum virginianum* vergleichen. Bei der letzten Pflanze hielt die Wasserleitung sowohl in Blattstielen als in Zweigen kaum zwei Tage an, obwohl die getötete Strecke nur 2,5 cm betrug. Die Arbeit der lebenden Zellen ist also hier relativ die größte. In absteigender Stufe folgen *Rumex, Polygonum aviculare* und *Rheum.*

Caryophyllaceae. (26—27.)

Zu Versuchen wurden benutzt *Stellaria media* und *Möhringia trinervia.* An beiden Objekten wurde der Stengel auf bestimmte Länge mit Wasserdampf getötet. Der Boden, worauf *Möhringia* wuchs, war feucht und schattig, den ganzen Tag von der Sonne unberührt, während *Stellaria* in den ersten Vormittagsstunden dem direkten Sonnenlichte ausgesetzt war. Die Versuche mit *Möhringia* sind deshalb interessant, weil sie zeigen, daß auch bei derselben Länge der getöteten Strecke, aber bei wechselnder Größe und verschiedenem Alter der Pflanze das Verhalten sehr ungleich ist. Sodann ist zu ersehen, daß ein seitlicher Wasseraustritt auch bei diesen zarten Pflänzchen nicht in Betracht kommt. In einem Falle (in der Tabelle an 3. Stelle angeführt), wo die getötete Zone näher der Sproßspitze lag, welkte die Pflanze bedeutend früher als bei ähnlichen Versuchen, die aber mehr an basal gelegenen Partien ausgeführt wurden. Ob dabei die Lage der toten Strecke diesen Unterschied bedingte, läßt sich nicht sagen. Im allgemeinen aber scheint es, daß eine jüngere Pflanze über dieselbe Zone länger Wasser zu heben vermag als eine ältere.

Ranunculaceae. (28—32.)

Aus dieser Familie wurden untersucht: *Ficaria verna, Anemone ranunculoides, A. nemorosa, Aconitum Napellus* und *A. Lycoctonum.*

Bei *Ficaria* welkten die Blätter ziemlich zu gleicher Zeit, obschon die getöteten Blattstielstrecken 9,5 cm und 13 cm betrugen. Die abgeschnittenen Blätter welkten nach 2 Tagen. Die von physikalischen Faktoren gehobene Wassermenge war sehr gering.

Viel größer war sie bei *Anemone nemorosa.* Hier rückten die Anfangstermine im Welken bei den abgetöteten und abgeschnittenen Pflanzen 5—6 Tage auseinander. Sehr deutlich war auch zu sehen, was für eine Wirkung das Abtöten auf das Wachstum der Pflanze ausübte. Während nämlich die normalen Pflanzen seit der Zeit, da die Versuche ausgeführt wurden, um etwa 4 cm sich verlängerten, blieben die abgetöteten Blattstiele und deren Blätter auf ihre ursprüngliche Größe beschränkt. Eine weitere Eigentümlichkeit von *Anemone nemorosa* bestand darin, daß bei eintretendem Wassermangel die Blüte zuerst welkte, während bei den meisten anderen Versuchen das Gegenteil eintraf.

Anemone ranunculoides welkte nach 3 bis 4 Tagen bei 4 und 7 cm langer Versuchszone, erholte sich aber wieder bei darauffolgendem Eintritt kühler Witterung und welkte endgültig nach 10 bezw. 11 bis 12 Tagen. Die verschiedene Wirkung ungleicher Versuchsstrecken ist weniger deutlich aus dem Welken als aus dem Dorren der Blätter erkennbar. Die Wasserleitung über die tote Strecke dauerte 5 bezw. 6 bis 7 Tage an.

Bei *Aconitum Napellus*, wo ebenfalls Blattstiele als Versuchsobjekte dienten, war der Längenunterschied der Versuchsgürtel zu gering, um einen verschiedenen Ausschlag zu bewirken; wohl aber war er deutlich zu sehen bei *A. Lycoctonum.* Die Erscheinungen des Welkens blieben bei beiden Pflanzen aus; auch die Kontrollblätter begannen ohne vorangehende Veränderungen an den Rändern zu dorren. Ganze Pflanzen von *A. Napellus*, deren Stengel auf ungefähr dieselbe Länge wie die Blattstiele getötet wurden, verhielten sich ähnlich wie die Blätter; der Unterschied im Dorren beträgt kaum 2 Tage. Zu erwähnen ist noch die auffällige Rotfärbung, welche bei *A. Napellus* auftrat.

Papaveraceae. (33—35.)

Untersucht wurden *Papaver rhoeas, P. somniferum* und *Chelidonium majus*, von der erstgenannten Spezies nur drei Exemplare, da mir augenblicklich keine größere Zahl zur Verfügung stand. Bei *Chelidonium* blieben die abgeschnittenen Objekte 7 Tage lang grün und turgescent. Die Pflanzen mit langen Versuchsstrecken waren niemals ausgesprochen welk. In einigen Fällen trat eine gelbliche Verfärbung ein, welcher aber der deutliche Ausdruck des Wassermangels erst lange nachher folgte. Anders verhielten sich die Pflanzen mit kurzen Versuchsgürteln. Sie welkten nach 12 bis 13 Tagen, verfärbten sich sodann, um erst nach 20—22 Tagen zu

dorren. Sowohl die abgeschnittenen wie die abgetöteten Pflanzen lassen Blatt für Blatt das Fortschreiten des Wassermangels von unten nach der Spitze hin erkennen. Die Kontrollpflanzen blieben 6 Tage frisch und dorrten erst nach 12 Tagen. Die Wasserleitung über die tote Strecke ging bei den Versuchen mit kurzer Zone 3 Tage lang in genügender Weise vor sich. Wie lange sie bei jenen mit größerer Strecke währte, läßt sich nicht sagen. Sehr wahrscheinlich aber wurde die Wasserzufuhr bald nach dem Abtöten eingestellt, da sich ungefähr zu gleicher Zeit wie bei den Kontrollpflanzen Wassermangel einstellte.

Von *Papaver rhoeas* und *P. somniferum* welkten die Kontrollpflanzen rasch. Bei größeren Exemplaren wurde über eine tote Strecke von 5 cm etwa 9 Tage lang Wasser gehoben, über eine Strecke von 30 cm hingegen nur 4 bis 5 Tage. Daß jüngere Pflanzen bei ähnlicher Versuchszone rascher welkten, und daß eine geringe Blattfläche das Welken aufschob, ist nichts Besonderes. Auffallend ist dagegen das Ergebnis mit einer Pflanze, welche, obwohl auf 36 cm abgetötet, dennoch länger als alle andern Objekte turgescent blieb. Da bei den andern Stengeln Verstopfungen fehlten, ist mir diese Erscheinung unerklärlich, es müßte denn die Versuchszone nicht vollständig getötet worden sein. Dies kann ich aber kaum annehmen, da die Pflanze genau so wie die anderen etwa 10 Minuten mit Wasserdampf behandelt worden war. Wesentlich ungleiche Luft- und Wasserverteilung wie in den anderen Objekten vorauszusetzen, liegt kein Grund vor, da die Operation mit allen Pflanzen zu gleicher Zeit vorgenommen wurde und da alle dieselben Erscheinungen der Wassersekretion zeigten. Die mikroskopische Untersuchung des Gefäßinhaltes war mir unmöglich, weil eine größere Zahl von *Papaver somniferum* von demselben Standort nicht vorhanden war.

Die Wassersekretion erwähnte ich deshalb, weil sie einigermaßen die mikroskopische Prüfung zu ersetzen vermag. Schon v. Höhnel (1879) hat darauf hingewiesen, daß am Abend, wenn die Transpiration aufgehört hat, Wasser in die Gefäße hineingepreßt wird und daß am frühen Morgen, bevor die Sonne ihre Wirksamkeit auf die Pflanzenwelt begonnen hat, alle Gefäße mit Wasser erfüllt sind. Volkens (1882) hat hierfür den experimentellen Beweis erbracht. Auch meine Bestimmungen, welche ich vor Beginn der Transpiration an einer Reihe von Pflanzen ausführte, stimmen mit Volkens Angaben überein. Wir dürfen also annehmen, daß, wenn zur Zeit der Abtötung auch ganz andere Verhältnisse in den Leitungsbahnen der genannten Mohnpflanze herrschten, diese sich doch während der Nacht ausgleichen mußten. Denn am Tage nach dem Abtöten zeigten alle Versuchspflanzen sehr deutlich die Wasserausscheidung, ein Zeichen, daß die Gefäße sich mit Wasser gefüllt hatten. Welche Umstände also diese Ausnahme stellung bedingten, muß der weiteren Untersuchung überlassen werden.

Hier sei noch Einiges über die Tropfenausscheidung mitgeteilt, das für unseren Zweck von Bedeutung ist. Der erwähnte Vorgang wurde darum genauer beobachtet, weil er imstande ist,

in mehrfacher Hinsicht wertvolle Aufschlüsse zu geben, auf die ich später zurückkomme. An Pflanzen, welche sehr deutliche Wasserausscheidung aufwiesen, wurden die Tropfen am frühen Morgen durch einen leichten Schlag auf die Blätter entfernt. Nach einer Stunde hatten sie sich bereits neu gebildet, genau an den Stellen, wo sie zuerst gefunden wurden, an den Wasserspalten. Sie strahlten in der Morgensonne wie Perlen an den Zacken der Blätter. Gegen Abend hin wurden die Pflanzenstengel auf bestimmte Länge mit Wasserdampf abgetötet und während der folgenden Tage die Blätter kontrolliert und die Zahl der abgeschiedenen Tropfen vermerkt. Um eine Grundlage für die Vergleichung zu haben, wurde die Zahl der Tropfen sämtlicher Blätter einer Pflanze nach einer Skala von 1—10 umgewertet. Der höchste Wert kam dabei jenen Pflanzen zu, welche im normalen Zustande die Sekretion an allen Blättern ausgeführt hatten.

So erhielt ich mit zwei Versuchsreihen, welche am 5. Juli und 23. Juli begonnen hatten, die folgenden in Tabelle 1 und 2 niedergelegten Werte:

Tabelle 1.

Abgetötet den 24. 7. abds.					Kontrolle auf Wassersekretion:											
					Vor		Nach dem Abtöten mit Wasserdampf									
Länge der Pflanze	Abgetötete Strecke	Lage derselben	Blattzahl	Verkleidung	23.	24.	25.	26.	27.	28.	29.	30.	31.	1. 8.	2.	
	cm															
60	2	5-7 über Bod.	12	nackt	10	10	10		10	7	6-7		6	4-5	0	Am 1. 8. unterste 2 Blätter dürr.
65	10	5-15	11	„	10	10	10		10	0	2-3		1	0	0	Am 1. 8. unterste 3 Bl. dürr, 5 weitere welk, nur die obersten noch turgescent.
60[1])	—		12		10	10	10		10	9	10		10	9	10	[1]) Ist die Kontrollpflanze.

Tabelle 2.

Abgetötet den 5. 7. abds.					Kontrolle auf Wassersekretion:									
					Vor		Nach dem Abtöten mit Wasserdampf							
Länge der Pflanze	Abgetötete Strecke	Lage derselben	Blattzahl	Verkleidung	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.	11.	12.	13.
90	9	1-10 üb. Bod.	6	A-L	10	10		4	4	2	0	0	0	
50	3	1-4	7	A-L	10	10		5	8	10	2	1	0	
90	1,5	1-2,5	6	nackt	10	10		4	8	6	1-2	3	0	
95	—		7		10	10		8	8	10	10	8	8	6
50	—		7		10	10		7	8	10	10	7	7	6

Fumariaceae. (36.)

Aus den Versuchen mit *Fumaria officinalis* ergibt sich klar, wie eine längere getötete Partie des Stengels rasches Welken veranlaßt, eine kürzere dagegen erst nach längerer Zeit Wassermangel verursacht. Sofort nach dem Abtöten waren die Blätter welk, erholten sich aber bald wieder und blieben 6, bezw. 3 Tage lang turgescent, während die Kontrollpflanzen nach 1 Tag welkten. Die Wasserleitung dauerte also 5 und 2 Tage an, wenn die lebenden Stengelzellen ausgeschaltet waren.

Cruciferae. (37—42.)

Von den Versuchen mit *Cardamine pratensis, Capsella bursa pastoris* und *Raphanus sativus* kann ich nur Ergebnisse mit kürzeren Versuchsstrecken anführen. An der letzteren Pflanze wurden Blattstiele und Blütenstengel, an *Cardamine* und *Capsella* die Hauptstengel abgetötet. Ferner dienten aus dieser Familie zu den Versuchen Pflanzenstengel von *Alliaria officinalis* und Blattstiele von *Brassica oleracea* und *Cochlearia armoracia.*

Bei *Cardamine* offenbart die Länge des Versuchsgürtels nicht überall einen deutlichen Einfluß. Allerdings ist hierzu auch die Differenz zu gering. Der Wassertransport über die tote Strecke dauerte 4—6 Tage an.

An *Alliaria* war das Vordringen des Wassermangels von der Basis zur Spitze schön zu sehen. Unmittelbar nach dem Versuch waren alle Blätter oberhalb der getöteten Zone stark welk. Auch hier tritt der Einfluß der verschiedenen Versuchszonen nicht besonders deutlich zutage, wenigstens in den Erscheinungen des Welkens. Die Wasserleitung ohne die Mitwirkung der lebenden Stengelzellen währte ungefähr 3 Tage.

Capsella verhielt sich wie die vorigen Spezies; die Wasserleitung dauerte 5 Tage fort.

Bei *Raphanus* ist der große Unterschied bemerkenswert, der zwischen Blättern und Blüten besteht, obwohl die tote Strecke fast dieselbe ist. Die abgeschnittenen Blüten hielten sich 3 Tage, die abgeschnittenen Blätter 2 Tage lang frisch, die abgetöteten Blütenstiele jedoch überdauerten die entsprechenden Blätter um volle 9 Tage. Die Bedeutung der lebenden Elemente muß also im Blattstiel viel größer sein.

Bei *Cochlearia* tritt die Wirkung verschiedener Versuchsstrecken deutlich hervor. Doch ist der verschiedene Ausschlag im Vergleich zur Längendifferenz gering. Die Wasserleitung ohne die Tätigkeit der lebenden Stengelzellen hält nur kurze Zeit an.

Länger dauert sie bei *Brassica,* nämlich 7 $^1/_2$ Tage bei 12 cm langer Versuchsstrecke. Wasserausscheidung habe ich z. T. am 2. Tage nach der Abtötung noch beobachten können.

Saxifragaceae. (43—45.)

An *Ribes rubrum* und *R. nigrum* wurden Blattstiele, an *Philadelphus coronarius* drei Äste mit Wasserdampf abgetötet, wo-

von einer auf 30 cm. Schon nach 4 Stunden welkten die Blätter dieses Astes; nach 3 Tagen waren sie dürr, zu gleicher Zeit wie der abgeschnittene Ast. Die Blätter der anderen Äste dagegen, die auf 6 cm getötet waren, blieben 11 Tage turgescent. Bei genauer Untersuchung ergab sich dann, daß wahrscheinlich während des Versuches an dem Astgrunde des ersten Objektes ein kleiner Riß entstanden war, wodurch etwa ein Drittel der Leitungsbahnen geöffnet wurde. Die noch bestehende Verbindung genügte aber nicht mehr, auch nur für ganz kurze Zeit die nötigen Wassermengen zu leiten. Der Riß allein scheint mir aber nicht die einzige Ursache des so raschen Welkens zu sein. Denn nach den Untersuchungen von Ursprung (1907 b) hätte voraussichtlich der noch unversehrte Teil der Leitungswege genügt, wenigstens für einige Zeit ausreichende Wasserquantitäten zu heben. Es dürfte wohl durch das Abtöten, bezw. Abkühlen eine abnormale Menge Luft in die Gefäße gedrungen sein und die Wasserleitung gehindert haben. Ein Kontrollversuch, den ich am 4. August des folgenden Jahres anstellte, bestärkte mich in dieser Annahme. Es wurden nämlich ca. zwei Drittel des Astquerschnittes durchsägt und mit Asphaltlack verklebt. Im Verlauf der ersten 13 Tage trat aber nicht die mindeste Veränderung ein.

Bei *Ribes* ist ein deutliches Welken nicht zu sehen. Die Kontrollblätter von *Ribes rubrum* dorrten um 1 bis 2 Tage vor jenen von *R. nigrum.* Da ihr Verhalten sonst dasselbe ist, muß die Arbeit der lebenden Zellen bei *Ribes nigrum* etwas größer sein. Schon bei geringen Differenzen in der abgetöteten Zone ist die Wirkung derselben im ungleichzeitigen Dorren zu sehen.

Rosaceae. (46—56.)

Aus der Gruppe der Spierstauden dienten zu Versuchen *Spiraea Thunbergii, Filipendula lobata, Spiraea japonica, Sp. Douglasii. Spiraea Thunbergii* welkte bei langer Versuchszone rascher als bei kurzer, wenn die Belaubung und der Bau des Astes übereinstimmten. Äste mit kräftigen Seitensprossen scheinen bei derselben Blattzahl und derselben Länge der getöteten Zone im Vorteil zu sein gegenüber Ästen ohne Seitenzweige. Das Welken begann an der Spitze der einzelnen Blätter, und zwar welkten die oberen Blätter zuerst, nachdem die Blüten schon zuvor den Wassermangel geoffenbart hatten. Die Hauptsprosse blieben am längsten turgescent; die Nebensprosse hingegen wurden rasch welk. Der Vergleich mit den Kontrollästen zeigt, daß die Wasserleitung über längere Zonen ziemlich lange anhält.

Von *Filipendula* wurden grundständige Blätter zu den Versuchen genommen. Die Wasserleitung über die toten Strecken war sehr gering. Versuchspflanzen sowie Kontrollblätter waren nach 5 Tagen dürr oder welk. Bei langer Zone war kein Welken zu beobachten, wie es auch an den abgeschnittenen Blättern aus-

blieb. Die Verkleidung mit Asphaltlack hält das Welken oder Dorren nicht auf.

Auch bei *Spiraea japonica* und *Sp. Douglasii* war kein deutliches Welken zu sehen. Die Blätter rollten sich erst spiralig ein, um dann zu dorren. Vor den Blättern hatten die Blüten unter dem Wassermangel zu leiden. Beide Arten lassen deutlich den Einfluß der ungleichen Länge der getöteten Strecken auf das Welken erkennen. Die Wasserleitung durch die toten Partien währte z. T. noch länger als bei *Spiraea Thunbergii* und *Filipendula*.

Verstopfungen wurden bei diesen Holzpflanzen keine gefunden, außer bei *Spiraea Thunbergii*, jedoch in so geringer Menge, daß es zweifelhaft erscheint, ob dieselben nicht schon vor der Abtötung bestanden. Auch an Kotrollästen fanden sich einige verlegte Leitungsbahnen.

Aus der Gruppe der *Potentilleae* wurden *Fragaria vesca, Rubus idaeus* und *Geum urbanum* zu den Versuchen benutzt.

Von *Fragaria* wurden Blattstiele und Ausläufer mit Wasserdampf abgetötet. Die Ausläufer waren von bedeutender Länge und hatten bereits ziemlich große Blätter getrieben, aber noch keine Wurzeln. Die Wasserversorgung des jungen Schosses mußte also von der Mutterpflanze besorgt werden. Sowohl im Blattstiel als im Ausläufer dauerte die Wasserzufuhr durch die tote Strecke zum Blatt geraume Zeit an, in den Ausläufern sogar 5 bis 6 Tage bei 37 cm Versuchszone. Beide Arten von Versuchen zeigen deutlich, daß die verschiedene Länge der ausgeschalteten Partie lebender Stengelelemente wesentlich das Dorren beschleunigt oder aufhält. Die Verkleidung dagegen ist ohne Bedeutung und folglich die seitliche Wasserabgabe gering.

An *Fragaria* machte ich analoge Beobachtungen inbezug auf die Wassersekretion wie bei *Papaver somniferum*. Eine große Anzahl Blätter, welche am 23. und 24. Juli sehr reichlich Tropfen ausschieden, wurden bezeichnet, um dann auf eine bestimmte Blattstiellänge abgetötet zu werden. Daß es sich hier nicht etwa um Taubildung handelte, sondern um eine Wasserausscheidung durch die Hydathoden, machte schon das auf bestimmte Stellen beschränkte Auftreten und die Größe der Tropfen wahrscheinlich. Mit Filtrierpapier entfernt, hatten sich die Tropfen im Verlauf einer Stunde erneuert. Um die Größe der Wasserausscheidung vor und nach dem Abtöten zu vergleichen, bin ich ganz analog wie bei *Papaver* verfahren und habe auch dieselben Resultate erhalten. Durch das Abtöten einer langen Partie des Blattstieles wurde die Wasserausscheidung bald eingestellt, durch das Ausschalten einer kurzen lebenden Strecke aber erst nach mehreren Tagen. Doch nimmt hier die Tropfenbildung schneller ab als bei *Papaver*, wie aus der nachfolgenden Tabelle 3 hervorgeht. Knickung der Blattstiele hemmt die Tropfenausscheidung nicht und ist überhaupt für die Wasserleitung ohne Belang; ebenso wenig die Verkleidung der Zonen.

Tabelle 3.

Abgetötet den 24. 7., abends 4 U.				Kontrolle der Wassersekretion:							
Länge des Blattstieles	Abgetötete Strecke	Blattverhältnisse	Verkleidung	Vor		Nach dem Abtöten der Blattstiele mit Wasserdampf					
				23.	24.	25.	27.	28.	29.	30.	31.
23	12	Bl.-Fläche 3 : 6	nackt	10	10	2	2	0	0	0	
25	19	3 : 5	„	10	10	2	2	0	0	0	
23	3	3 : 5	„	10	10	4	3	2	0	0	
22	2	6 : 4	A-L	10	10	3	2	0	2	0	
12	geknickt	4 : 3	nackt	10	10	10	10	9	10	9	9
25	—	5 : 3,5	„	10	10	10	10	8	8	10	8

An *Rubus idaeus* machte ich u. a. folgende Versuche: Ich tötete ein und dieselben Zweige an zwei verschiedenen Stellen auf etwa 15 cm ab: die eine lag ca. 10 cm über dem Boden, die andere 75 cm. Die Sproßspitze, welche also oberhalb der beiden toten Gürtel lag, welkte nach 6 Tagen, die Strecke zwischen den beiden Versuchszonen nach 12 Tagen. Hieraus ergibt sich, daß Verstopfungen das Welken nicht verursacht haben. Denn wäre dies wirklich der Fall, so müßten sie natürlich in beiden Versuchszonen auftreten; dann wäre aber der Unterschied im Welken der beiden Partien nicht möglich. Die mikroskopische Untersuchung bestätigte übrigens, daß in keiner Zone Verstopfungen vorhanden waren. Die Wasserzufuhr, über die untere tote Strecke wenigstens, mußte bedeutend sein, da die abgeschnittenen Kontrollpflanzen schon nach 3 Tagen welkten.

Von *Geum urbanum* wurden Blattstiele auf 10 cm, 7 cm und 2 cm abgetötet. Die Pflanzen hatten etwas feuchten Standort. Dennoch welkten die Blätter in den beiden ersten Fällen nach 3 Tagen, bei 2 cm Versuchsstrecke aber erst nach 14 Tagen. Die Kontrollblätter waren am zweiten Tage nach dem Abschneiden welk. Es war also bei kurzer Zone die Arbeit der noch tätigen Kräfte lange ausreichend, während der Ausfall einer längeren Stengelpartie sich rasch bemerkbar machte.

Weitere Versuchsobjekte aus der Familie der *Rosaceae* waren *Aruncus silvester* und einige Alchimillaarten. An *Aruncus* wurden die Stiele von sehr großen Blättern getötet. Bei 17 cm langer Zone begannen die Blätter nach 9 Tagen zu dorren, bei 3 cm nach ca. 14 Tagen. Die abgeschnittenen Kontrollblätter waren 2 Tage nach der Operation welk, 5 Tage nachher dürr. Die Wasserleitung durch den toten Blattstiel hielt also 4 bis 10 Tage an.

Die Versuche mit *Alchimilla* waren teils Abtötungsversuche mit Wasserdampf *(A. alpestris, A. pubescens)*, teils Versuche mit Parenchymentfernung *(A. alpestris* und *A. coriacea)*. Überall wurden dieselben an Blattstielen ausgeführt. An *A. alpestris* konnte deutliches Welken nicht beobachtet werden, wohl aber bei den übrigen Arten. Am längsten wird ohne die Mitwirkung lebender

Stengelzellen Wasser gehoben bei *A. alpestris;* am schnellsten wird der Vorgang unterbrochen bei *A. pubescens.* Bei *A. alpestris* und *A. coriacea* trat auf der Blattunterseite intensive Rotfärbung auf; bei *A. pubescens* blieb sie aus. Diese Beobachtung ist darum erwähnenswert, weil bei *Hieracium pilosella, Heracleum sphondylium* u. a. die Rotfärbung auf jene Blattstellen beschränkt blieb, welche direkt vom Sonnenlichte getroffen wurden, gleichgültig ob es die Blattunterseite oder die Blattoberseite war. Bemerkt sei noch, daß die verschiedene Ausschaltungsweise der lebenden Zellen dieselben Wirkungen erzielte.

Papilionaceae. (57—60.)

Aus dieser Familie wurden untersucht: *Trifolium pratense, Pisum sativum, Trifolium badium* und *Phaseolus multiflorus.*

Bei *Trifolium pratense* veranlaßt schon eine kleine Differenz in der Versuchsstrecke schnelles oder langsames Welken. Die Verkleidung mit Asphaltlack ist nicht von Belang. Das Welken an den abgeschnittenen Kontrollpflanzen wurde bei der Kontrolle übersehen, dürfte aber, nach später gemachten Beobachtungen am 2. oder 3. Tage nach dem Abschneiden erfolgt sein. Da die Versuchspflanzen bei 13 cm langer abgetöteter Zone ca. 14 Tage turgescent blieben, ist die Wasserleitung ohne die lebenden Stengelelemente bedeutend. Bei Eintritt des Welkens beginnen die obersten Blätter den Wassermangel zu zeigen, welcher in basipetaler Richtung langsam vordringt. Zu allererst aber welkten die Blüten.

An den mit Wasserdampf getöteten Objekten von *Pisum sativum* erfolgte das Welken in umgekehrter Richtung. Die Pflanzen mit kurzer Zone hielten sich lange frisch, um dann rasch zu welken und sich zu verfärben. Schließlich holten sie die Versuchspflanzen mit langen Zonen ein, so daß ihre obersten Blätter gleichzeitig dorrten. Die abgeschnittenen Kontrollpflanzen welkten rasch; schon $^3/_4$ Stunden nach dem Abschneiden waren die jüngsten Blättchen schlaff herabhängend. Dann aber zeigte sich der Wassermangel an den unteren Blättern, welche innerhalb 6 Tagen dorrten, während die oberen immer noch grün und wasserhaltig blieben und nach 9 Tagen dorrten. Die Blüten welkten nach den Blättern.

Bei *Trifolium badium* vermochte wohl die ganze Pflanze über die getötete Strecke noch eine Zeit lang Wasser zu heben; anders verhielt sich das einzelne Blatt, welches mit dem Kontrollobjekte keine bedeutende Differenz aufweist.

Phaseolus multiflorus war imstande, den Wassertransport über tote Blattstielzonen 4 bis 7 Tage zu unterhalten, je nachdem deren Länge gewählt wurde. Die Blätter dorrten wie bei *Pisum* trotz verschiedener Versuchsstrecke zur gleichen Zeit. Die Verkleidung mit Asphaltlack verschob den Zeitpunkt des Welkens nicht.

Versuche, die mit Xylol an Pflanzenstengeln ausgeführt wurden, veranlaßten bei 10 cm langer Versuchszone im Verlauf von 2 Tagen Wassermangel. Die Wasserleitung dauerte fast ebenso lange an.

Geraniaceae. (61—64.)

Geranium robertianum war bereits 15 Minuten nach dem Abtöten des Stengels welk, erholte sich aber wieder. Die abgeschnittenen Kontrollpflanzen welkten noch innerhalb kürzerer Zeit. Da die Versuchspflanzen erst nach 8 und 10 Tagen endgültig welkten, läßt das Experiment auf eine bedeutende Leistungsfähigkeit der rein physikalischen Faktoren schließen.

Bei *Geranium dissectum* ist der geringe Zeitunterschied im Welken auffallend, trotzdem die Versuchszonen sehr ungleiche Länge besaßen. Die Pflanzen mit 32 und 27 cm langer Zone welkten aber doch einige Zeit vor jenen mit einer Versuchsstrecke von 2 cm. Verkleidung der Versuchsstrecken war ohne Belang.

Bei *Geranium silvaticum* trat kein Welken auf. Die ersten Zeichen des Wassermangels, die sich bei 11 cm langer Versuchszone nach 5 Tagen offenbarte, bestanden in gelben Flecken auf der Blattfläche oder in einer ausgeprägten Rotfärbung derselben. Die Wasserleitung über die getöten Strecken wird ungefähr ebenso rasch eingestellt wie bei *G. dissectum.*

An *Pelargonium zonale* wurden Blattstiele und Blütenschäfte zu Versuchen benützt. Bei gleicher Versuchszone welkten die Blüten zuerst. Aus den Versuchen mit Blattstielen ist die verschiedene Einwirkung ungleicher Zonen leicht zu erkennen. Die Wasserleitung durch dieselben hielt im günstigsten Falle 7 Tage an. Oberhalb der getöteten Zone konnte man eine große Masse angehäufter Stärke fesstellen.

Tropaeolaceae. (65.)

Es wurden Experimente gemacht mit Blattstielen von *Tropaeolum majus.* Eine 22 cm lange mit Wasserdampf abgetötete Strecke veranlaßte schon nach 3 Tagen Welken der Blätter, eine solche von 7 cm nach 11 Tagen. Die verschiedene Einwirkung ungleicher Versuchszonen ist leicht zu erkennen. Bei den Versuchen mit Xylol ging das Welken rascher vor sich. Vielleicht haben dabei die verschiedenen äußeren Umstände fördernd mitgewirkt. Über lange Zonen wurde bei beiden Versuchsreihen unbedeutend Wasser gehoben.

Oxalidaceae. (66.)

Versuche wurden gemacht mit *Oxalis acetosella.* Dabei diente Äther und Xylol als Abtötungsmittel. Im ersteren Falle konnte ich hübsch beobachten, wie die Blättchen — durch das Reiben mit dem Pinsel veranlaßt — Schlafstellung einnahmen, sich aber wieder aufrichteten und erst nach 4 Tagen welkten. Bei den Versuchen mit Xylol, die im Zimmer ausgeführt wurden, konnte ich diese Variationsbewegungen nicht feststellen. Wenn wir die verschiedenen äußeren Bedingungen in Betracht ziehen, so dürfte die Wasserleitung bei beiden Versuchsreihen gleich lange angedauert haben.

Euphorbiaceae. (67.)

Untersuchungsobjekte waren kleinere Pflanzen von *Euphorbia peplus*, welche kurz über dem Boden auf 3, bezw. 9 cm abgetötet wurden. Die erste Versuchsreihe war nach 8, die zweite nach 6 Tagen welk, die Kontrollpflanzen nach 1—2 Tagen. Die Wasserleitung dauerte also 5—7 Tage an.

Vitaceae. (68—69.)

Vitis vinifera und *Ampelopsis quinquefolia* waren die Versuchspflanzen. An *Vitis* habe ich Blattstiele mit Wasserdampf abgetötet auf 3, 5 und 10 cm. Die Blätter verhielten sich verschieden. Im allgemeinen trat das Dorren rascher ein bei langer Versuchszone. Welken wurde nicht beobachtet.

Von *Ampelopsis* wurden Blattstiele und Äste mit Wasserdampf abgetötet. Die Blätter der letzteren waren eben im Entfalten begriffen. Bei den Blattstielversuchen sind die Resultate eine Bestätigung der bereits gemachten Erfahrungen. Weniger eindeutig sind sie bei der andern Versuchsreihe ausgefallen, lassen aber dennoch deutlich erkennen, daß durch das Ausschalten einer größeren Partie lebender Zellen der Wassertransport sehr rasch eingestellt wird. Daß besonders auch hier große individuelle Verschiedenheiten in Betracht kommen, scheint mir schon ein Vergleich der Kontrolläste mit einem Versuchsast zu ergeben, der vor jenen welkte und dorrte. Bei 30 cm langer Versuchszone wurde die Wasserleitung sofort sistiert, bei 18 und 17 cm dagegen dauerte sie sehr lange an. In abgetöteten Ästen habe ich viele Verstopfungen gefunden, in Kontrollästen ebenfalls, wenn auch nicht so zahlreiche. Ein Schluß auf die Lebenstätigkeit der Astpartien scheint mir gleichwohl statthaft zu sein; denn in den kürzeren Zonen waren ebenfalls zahlreiche Leitungsbahnen verlegt und dennoch dauerte die Wasserleitung 18 Tage an.

Malvaceae. (70.)

An *Malva neglecta* wurden Versuche mit Wasserdampf, Äther und Xylol ausgeführt. Alle drei Abtötungsarten kamen bei Blattstielen zur Anwendung, an Zweigen und ganzen Pflanzen nur Wasserdampf allein. Jedesmal nach dem Versuch waren die Blätter stark welk und hingen schlaff herab, gleichviel ob die Ausführung des Experimentes in die frühen Morgenstunden oder in die Nachmittags- oder Abendzeit fiel. Sie erholten sich wieder, wenn die Blattstiele bezw. Stengel mit Wasserdampf, blieben aber welk, wenn sie mit Äther und Xylol behandelt worden waren.

Offenbar muß diese Erscheinung in den letzten 2 Fällen einer schädlichen Einwirkung des Äthers und Xyloles zugeschrieben werden. Zunächst liegt die Annahme vor, daß die giftige Lösung mit dem Transpirationsstrom in die Blätter stieg und die lebenden Blattzellen beschädigte. Die Resultate der Äther- und Xylolversuche ziehe ich deshalb nicht weiter in Betracht.

Eine Schädigung der Blattzellen liegt aber nicht vor bei den Versuchen mit Wasserdampf. Das Welken ist hier nur ein vorübergehendes, und nachdem sich die Blätter wieder erholt, sind sie tagelang frisch, ohne das geringste Zeichen erlittenen Schadens. Tötet man Blattstiele ab und verhindert man dabei das erstmalige Welken der Blätter — in einer Weise, die ich sofort erwähnen werde —, so welken diese endgültig zur selben Zeit wie andere Blätter, bei denen keine weiteren Vorsichtsmaßregeln getroffen wurden, wenn nur die abgetötete Zone und die Blattfläche übereinstimmend waren.

Schon die Tatsache, daß das Welken unmittelbar nach dem Versuch um so deutlicher auftrat, je näher die Versuchszone dem einzelnen Blatte gelegen war, legte die Vermutung nahe, daß diese Erscheinung durch das erwärmte aufsteigende Leitungswasser hervorgerufen werde. Hierfür dürfte auch das folgende Experiment sprechen. Es wurden 10 Minuten vor dem Abtöten ganze Zweige und einzelne Blätter in einen feuchten Raum gebracht, indem ich Gläser, die mit feuchtem Filtrierpapier ausgekleidet waren, über sie stülpte. Dann wurden die freien Stengel und Blattstiele auf relativ lange Strecken mit Wasserdampf getötet, die Gläser darauf entfernt und die Pflanze dem direkten Sonnenlichte ausgesetzt. Es trat nicht im mindesten Welken ein. Das Wasser in den getöteten Zonen hatte sich bis zur erneuten Bewegung des Transpirationsstromes so weit abgekühlt, daß eine sichtbare Einwirkung auf die Blattzellen ausblieb. Dasselbe war der Fall, wenn die Blätter und Zweige durch Einlegen in nasse Tücher an der Transpiration gehindert wurden und dann der Sonne ausgesetzt blieben, obwohl benetzte und dann abgetrocknete Blätter stärker transpirieren als solche, die nicht benetzt wurden (F. Haberlandt, 1877).

Man könnte das erstmalige Welken einer Verschiebung der Luftsäulen in den Gefäßen zuschreiben wollen. Das scheint mir aber schon darum nicht angängig, weil die Gefäße am Morgen stets nur Wasser führen, das Welken aber deshalb nicht weniger deutlich auftritt. Ferner müßte besonders auch durch das Öffnen der Leitungsbahnen eine Verschiebung des Inhaltes stattfinden. Kontrollblätter welken aber erst 6 bis 9 Stunden nach dem Abschneiden.

Aus dem Vergleich der Versuchszweige mit den Blattstielversuchen ergibt sich, daß jene bei ungefähr derselben Länge des Versuchsgürtels 3—4 mal langsamer welken als einzelne Blätter. Da die Kontrollobjekte nicht bedeutend differieren, muß im einzelnen Blattstiel die Mithilfe der lebenden Zellen viel größer sein als im Hauptstengel. Verkleidung der Versuchsstrecken ist ohne Bedeutung.

Hypericaceae. (71.)

Die Versuche, welche mit *Hypericum patulum* angestellt wurden, zeigten deutlich, wie bedeutend unter Umständen die Arbeit der rein physikalischen Faktoren sein kann. Bei einer Versuchszone

von 13 und 17 cm blieben die großen, sehr empfindlichen Blätter volle 22 Tage turgescent; bei 1 cm Zone hielt die Turgescenz noch weitere 8 Tage an. Die Versuche zeigen aber auch, daß in jüngeren Pflanzen der Ausfall der Hubkraft viel schneller zutage tritt, wenn auch die Versuchszone viel kürzer ist. Die Arbeit der lebenden Stengelelemente muß also im Frühjahr bedeutend größer sein. Bei allen Versuchsreihen fand das Welken in der Richtung gegen die Sproßspitze statt. Es ging bei den Juli-Versuchen sehr rasch vor sich, bei den Mai-Versuchen viel langsamer, so daß es 2 oder 3 Tage benötigte, bis die oberen Blätter jene Welkerscheinungen zeigten, die an den untern bereits eingetreten waren. Die Wassersekretion an jungen Versuchspflanzen ließ sich 6 Tage hindurch beobachten.

Cistaceae, Violaceae, Begoniaceae. (72, 73 u. 74.)

Von *Helianthemum vulgare* wurden Zweige und ganze Pflanzen, von *Viola odorata* und *Begonia hybrida* hort. Blattstiele auf kürzere und längere Strecken abgetötet. Die Bedeutung der verschiedenen Länge der abgetöteten Zone auf die Wasserleitung ist überall deutlich zu beobachten. Die größte Arbeit der rein physikalischen Kräfte weist *Viola* auf; daselbst dauert der Wassertransport durch die Versuchszone 9 Tage an. Begoniablätter welkten bei 4 cm langer Zone nach 5 Tagen, dorrten aber erst nach 26 bis 30 Tagen. Die größte Tätigkeit der Stengelzellen zeigte sich bei den Versuchen mit *Helianthemum*, welche auf der Rigi ausgeführt wurden.

Die Versuche mit Xylol, welche ich mit Begoniablattstielen in großer Zahl anstellte, ergaben ein von den Experimenten mit Wasserdampf ganz verschiedenes Resultat, indem das Welken und Dorren rascher auftrat. Ich lasse dieselben hier unberücksichtigt aus den bereits erwähnten Gründen.

Onagraceae. (75—77.)

Zu den Versuchen dienten ganze Pflanzen von *Epilobium montanum* und *Onothera biennis,* sowie Blattstiele von *Circaea lutetiana*. Bei Epilobium wurde die Wasserleitung nach 3 Tagen eingestellt bei einer Zone von 12 cm, nach 5 Tagen bei 1 bis 2 cm langer Versuchsstrecke.

Bei *Onothera* dauerte sie 7 Tage lang an, wenn die Versuchstrecke 20 cm betrug, 14 Tage, wenn sie zehnmal geringer war. Eine Einwirkung der Asphaltlackverkleidung ist bei beiden Pflanzen nicht deutlich zu bemerken, da wir immer mit individuellen Verschiedenheiten rechnen müssen.

Bei *Circaea lutetiana* sind die Zonendifferenzen zu klein, um einen Unterschied im Welken zu bewirken. Die Arbeit der lebenden Stielzellen scheint bedeutend zu sein, da Kontrollblätter und Versuchsobjekte rasch nacheinander welkten.

An den Blättern von *Onothera* trat einige Tage vor dem Welken intensive ziegelrote Färbung auf, die aber auf jene Stellen beschränkt blieb, welche vom direkten Sonnenlicht getroffen worden waren.

Umbelliferae. (78—82.)

Versuchsobjekte waren Stengel von *Aethusa cynapium* und Blattstiele von *Aegopodium podagraria*, *Chaerophyllum temulum*, *Heracleum sphondylium* und *Anthriscus silvestris*. Alle Versuche wurden mit Wasserdampf ausgeführt, jene von *Heracleum* ausgenommen, wo an einer Anzahl von Blattstielen das Parenchymgewebe rings um die Leitbündel entfernt wurde.

An den abgetöteten Objekten von *Aegopodium* war kein Welken zu bemerken, wohl aber an den Kontrollblättern. Die Wasserleitung dauerte lange an, durch eine Versuchszone von 15 cm sogar 12 Tage. Kurz vor dem Eintritt des Dorrens stellte sich Rotfärbung der Blätter ein, die um so intensiver ausfiel, je kürzer die abgetötete Strecke war.

Bei *Chaerophyllum* blieb deutliches Welken an den abgetöteten Objekten ebenfalls aus. Die Leistungsfähigkeit der physikalischen Faktoren ist hier geringer. Denn die Wasserleitung über eine Strecke von 10 cm dauerte 6 Tage an. Die ersten Anzeichen des Wassermangels bestehen in der Gelbfärbung des Blattrandes, worauf unmittelbar das Dorren des Blattes vom Rande her beginnt. Die Kontrollblätter welken wie bei *Aegopodium*, bevor sie dorren.

Aethusa cynapium stellte den Wassertransport sehr rasch ein, wenn der abgetötenden Zone bedeutende Länge gegeben wurde. War sie aber kurz, so dauert er lange ungeschwächt fort. Da die Versuche vor der Zeit abgebrochen werden mußten, geben sie nicht die ganze Arbeits-Größe an, welche ohne die Tätigkeit der lebender Stengelzellen geliefert werde.

Bei *Heracleum* verhalten sich die Blätter ganz ähnlich, gleichgültig ob die Blattstiele mit Wasserdampf getötet oder ob die lebenden Partien zum größten Teil entfernt wurden. Nur färbten sich die der Sonne ausgesetzten Blattteile im letzteren Falle viel intensiver rot, welche Erscheinung das Welken begleitete oder ihm unmittelbar voranging. Daß das Ausschalten einer größeren Partie lebender Zellen die Wasserleitung bald zum Stillstand bringt, daß dieselbe aber um so länger anhält, je kürzer die Versuchszone ist, ergibt sich im allgemeinen auch aus den Versuchen mit *Heracleum*.

Dasselbe gilt für *Anthriscus silvestris*. Von dieser Spezies wurden jüngere und ältere Exemplare abgetötet. Deutliches Welken trat nur bei jenen ein. An den Kontrollblättern war ebenfalls kein deutliches Welken sichtbar. Der Wassertransport durch die 30 cm lange Strecke dauerte ca. 2 Tage, jene durch die 16 cm lange Zone ca. 10 Tage. Die Verkleidung der getöteten Strecken ist ohne Belang für den Wassernachschub.

Sehr deutlich ist die verschiedene Wirkung ungleicher Versuchsstrecken zu sehen an dem Vertreter der

Aristolochiaceae, (83.)

an *Aristolochia sipho*. Die Turgescenz der Blätter hielt bei 6 cm langer getöteter Astzone 5 bis 6 Tage an, bei 30 cm langer Zone

4 Tage. Die Kontrolläste welkten nach 1 Tag. Die Wasserleitung hielt im Vergleich zu den günstigen Leitungsverhältnissen nicht lange an. Adler (1892) hat für Gefäße von *Aristolochia sipho*, die mit 4 Jahren den Höhepunkt ihrer Entwicklung erreichen, 210 cm Längenausdehnung gefunden. Für den Durchmesser der größeren Gefäße von Versuchsästen ähnlichen Alters habe ich als durchschnittlichen Wert 146 μ gefunden. Thyllen waren sowohl in unversehrten als abgetöteten Ästen in gleicher Menge vorhanden, während Verstopfungen an den Grenzen der lebenden Strecken fehlten. Aus all diesen Umständen ergibt sich, daß die physikalische Kraftkomponente allein ungenügend ist, die erforderlichen Wassermengen zu heben.

Ericaceae. (84.)

Die Versuche mit *Rhododendron hirsutum* verliefen resultatlos, da sie vor Eintreten des Welkens oder Dorrens aufgegeben werden mußten. Immerhin zeigen sie die große Genügsamkeit dieser Pflanze, da selbst der Kontrollast am 17. Tage nach dem Abschneiden vollständig unverändert war.

Primulaceae. (85—86.)

Zu den Versuchen dienten 3 Stöcke von *Primula obconica*. Es wurden die Blattstiele auf lange (10 cm) und kurze (2 cm lange) Strecken teils mit Wasserdampf, teils mit Xylol abgetötet. Die Ergebnisse sind ziemlich einheitlich ausgefallen, ob die tote Strecke verkleidet wurde oder nicht. Differenzen, wie sie Ursprung (1904, S. 151) erhielt, konnte ich nicht beobachten. Nach $1^1/_2$ bis 3 Tagen welkten die Blätter bei langer, nach 12—14 Tagen bei kurzer Versuchsstrecke. Der Wassertransport hielt 1 bis 13 Tage lang an. Gefäßverstopfungen konnte ich nicht nachweisen. Somit dürften auch diese Versuche für eine Beteiligung der lebenden Zellen sprechen.

Bei *Primula elatior* welkten Blätter mit kurzer und langer Versuchszone ziemlich gleichzeitig. Vielleicht würden zu einer früheren Zeit der Vegetationsperiode Differenzen auftreten, wie denn jüngere Pflanzen im allgemeinen eine deutlichere Reaktion auf die Länge der Versuchsstrecken zeigen. Der Wassertransport durch die getötete Zone ist hier unbedeutend; er dauert 1 bis $1^1/_2$ Tage bei einer Zone von 2 cm.

Oleaceae, Gentianaceae, Apocynaceae. (87, 88—89 und 90—91.)

An einem mittelgroßen Strauche von *Ligustrum vulgare* wurden zwei Äste auf 21 und 3 cm abgetötet. Die Abtötung geschah mit der Bleirohrgabel. Nach 3 Tagen welkte der erste Ast, nach 7 Tagen der andere; in keinem vermochte ich Verstopfungen nachzuweisen, die das Welken veranlaßt haben konnten. In einem Kontrollast fanden sich ebenfalls einige Leitungsbahnen verlegt. Die Be-

laubung der beiden Äste war ungefähr dieselbe. Durch die Ausschaltung der langen Strecke von lebenden Elementen wurde also ein großer Kräftemangel geschaffen, der die rasche Einstellung der Wasserleitung bewirkte.

Unter den *Gentianaceae* wurden *Gentiana asclepiadea* und *G. lutea* zu Versuchen ausgewählt. *G. lutea* wurde am Blattstiel und teilweise noch am Blatt auf einige Zentimeter abgetötet. Die verschiedene Länge der Versuchsstrecke hatte eine große Differenz im Welken zur Folge. Bei 9 cm dauerte die Wasserleitung ca. 1 Tag an, bei 3,5 cm bedeutend länger. *G. asclepiadea* wurde am Hauptstengel auf 29 und 5,5 cm mit Wasserdampf abgetötet. Die ersten Zeichen des Wassermangels stellten sich bei der langen Zone nach 6 Tagen ein, bei der kurzen nach 13 Tagen, während die abgeschnittene Kontrollpflanze nach 1 Tag welkte. Die Wasserarmut tat sich teils durch Einrollen, teils durch Verfärben der Blätter kund. Ohne die lebenden Stengelpartien vermochte die Pflanze während 5 bis 12 Tagen die Blätter genügend mit Wasser zu versehen.

Aus der Familie der *Apocynaceae* dienten *Vinca minor* und *V. major* zu Abtötungsversuchen mit Wasserdampf. An *V. minor* wurden die Stengel auf verschiedene Länge getötet. Wenn wir die Pflanzen mit größten und kleinsten Versuchsstrecken einander gegenüberstellen, so ist die verschiedene Wirkung derselben. erkennbar, trotzdem deutliches Welken nicht eintrat, auch bei den Kontrollpflanzen nicht. Der Wassertransport über die 9 cm lange Versuchsstrecke muß offenbar bald eingestellt worden sein, da sich die ersten Zeichen der Wasserarmut an abgetöteten und abgeschnittenen Pflanzen gleichzeitig offenbarten. Die Arbeit der lebenden Stengelzellen wäre somit ganz bedeutend.

An *V. major* wurden mehrere Versuche mit 3 cm langer, einige mit 10 cm langer Versuchsstrecke gemacht und an einem Exemplar wurden in größeren Abständen dreimal je 2 cm lange Stücke abgetötet. Die oberste lebende Partie der zuletzt genannten Pflanze welkte nach 16 Tagen, die folgende nach 40 Tagen, die unterste nach 48 bis 49 Tagen. Der Versuch zeigt deutlich, daß Verstopfungen in den Gefäßen das verschiedenzeitige Welken nicht veranlaßt haben. Denn es wäre nicht begreiflich, wie die der untersten Zone zunächst folgenden Blätter sich mehr als 1½ Monate turgescent bewahren konnten, besonders auch, wenn man bedenkt, daß die Pflanze gegen Wassermangel ziemlich empfindlich ist. Daß das Welken hier von oben nach unten erfolgt, ist ganz natürlich; denn der Kräfteausfall mußte sich in der obersten Partie, wo bereits über 3 tote Zonen Wasser gehoben werden mußte, zuerst fühlbar machen. Dagegen ist auffallend, daß die anderen Versuchspflanzen und die Kontrollpflanzen zuerst an den oberen Blättern welkten. Das geschah auch dann, wenn statt der großen Zweige junge Sprosse von 25 bis 28 cm Länge zur Verwendung kamen, welche Versuche ich ein Jahr später, am 19. Mai, anstellte. Durch diese Erscheinung veranlaßt, suchte ich das Welken abgeschnittener Zweige mehrmals genauer zu verfolgen. Stets welkten die oberen

Blätter zuerst. Beobachtete man aber die vom Zweige abgelösten Blätter, so erfolgte das Welken aller Blätter annähernd zur gleichen Zeit. Es scheint also hier eine Ausnahme von den Erscheinungen vorzuliegen, wie sie E. Pringsheim (1906) beobachtet hat.

Von größerem Interesse als die erwähnte Tatsache ist jedoch die andere, daß der Wassertransport über die getöteten Strecken sehr lange anhielt; im Gegensatz zu *V. minor,* wo er z. B. bei 10 cm langer Zone sofort eingestellt wurde, dauert er hier bei derselben Versuchszone 14 Tage an.

Convolvulaceae. (92.)

An *Convolvulus sepium* wurden Versuche mit Äther und Wasserdampf angestellt. Da die mit Äther behandelten Pflanzen bereits nach 3 Stunden bis ½ Tag vollständig welk waren, also lange Zeit vor den abgeschnittenen Kontrollpflanzen, mußte offenbar die giftige Lösung in die Blätter gestiegen sein. Anders verhielten sich die mit Wasserdampf abgetöteten Pflanzen, die hier allein in Betracht kommen. Betrug der Versuchsgürtel 24 cm, so welkten die untersten Blätter am 4. Tage, betrug er aber 2 und 3 cm, so hielt die Turgescenz bedeutend länger an. Das Dorren erfolgte jedoch überall zu gleicher Zeit. Nach dem Ausschalten der lebenden Zellen im Stengel dauerte der Wassertransport ungefähr 3 oder 7 Tage an. Die Verkleidung mit Asphaltlack war ohne sichtbare Wirkung. Der Wassermangel offenbart sich zuerst an den untersten Blättern und schreitet sehr langsam gegen die Sproßspitze vor.

Borraginaceae, Verbenaceae. (93—94.)

An *Myosotis silvatica* wurden Stengel auf 23 cm und 5 cm mit Wasserdampf getötet. Nach 7 Tagen war die zweite Abteilung welk, die erste nach 3 bis 4 Tagen. Eine Verschiedenheit zwischen den oberen und unteren Blättern im Welken, wie dies bei Convolvulus eingetroffen war, habe ich hier nicht beobachtet. Dagegen verfärbten sich, besonders wenn eine kurze Versuchszone gewählt wurde, die Blüten und gingen vom hellen Blau in Rosa über.

Um zu erfahren, ob diese Erscheinung zufällig eingetreten war oder ihren Grund in der geringeren Wasserzufuhr habe, tötete ich in der nächsten Blütezeit 20 Pflanzen mit je 6 bis 9 Blütenstengeln ab. Sie standen mitten unter ihren Artgenossen und zeigten vor dem Abtöten nicht die geringste Verschiedenheit in der Blütenfarbe. Die jüngeren noch halb geschlossenen Blüten besaßen oft einen rötlichen Anflug, die geöffneten Blüten dagegen waren alle blau. Das Abtöten geschah am 19. Mai, abends 7 Uhr. Am 24. Mai, morgens 8 Uhr, waren die Blüten in ihrer Mehrzahl entweder ganz rosarot, oder sie hatten eine Übergangsfarbe von Blau zu Rot angenommen. Die unversehrten Pflanzen hatten ihre normale Blütenfarbe bewahrt. Am 25. Mai war die Farbenänderung

noch weiter gediehen. Von je 20 Blüten hatten 12 deutlich rosarote Blumenkronen, 5 hatten ihre Farbe nicht geändert, die übrigen 3 zeigten eine Mißfarbe von Weißblau und Rot.

Das Abtöten der Stengel war also der Anlaß zu der Verfärbung der Blüten. Welches die näheren Ursachen sind, läßt sich hier ebensowenig sagen, wie bei der Veränderung an den Blättern.

Verbena hybrida wurde auf 13 cm und 2,5 cm Länge abgetötet. Im ersten Falle welkte die Pflanze nach 2 Tagen, im zweiten Falle nach 9 Tagen. Die Kontrollpflanze war nach einem Tage welk, nach 3 Tagen dürr. Es ist also deutlich zu ersehen, daß durch das Abtöten längerer Zonen bedeutende Betriebskräfte ausgeschaltet werden.

Labiatae. (95—96.)

Aus dieser Familie dienten zu Versuchen *Stachys silvatica* und *Salvia officinalis*. Beide wurden am Stengel auf kürzere und längere Strecken mit Wasserdampf abgetötet.

Bei *Stachys* hielt die Wasserleitung 4 bezw. 8 Tage an, wenn die getötete Strecke 10. bezw. 7,5 cm betrug. Die Verkleidung mit Asphaltlack schob das Welken nicht auf. Die unteren Blätter welkten vor den oberen; die Blüten waren noch frisch, wenn die Blätter bereits dorrten.

Bei *Salvia* trat in einem Falle kein deutliches Welken ein. Es war dies eine Pflanze mit sehr vielen Blüten und wenig Blättern. An den übrigen drei Versuchspflanzen dagegen trat nach 8 bezw. 10 Tagen Welken ein, je nachdem die Versuchsstrecke 10 oder 2 cm betrug. Zwei Kontrollpflanzen, die eine mit geringer Blattzahl, die andere normal beblättert, welkten 2 bis 3 Tage nach dem Abschneiden. Die Wassermenge, welche ohne die lebenden Stengelzellen gehoben wurde, ist also verhältnismäßig groß.

Solanaceae. (97—101.)

Es wurden Versuche gemacht mit *Lycium barbarum*, *Physalis alkekengi*, *Petunia hybrida* hort., *Solanum tuberosum* und *Nicotiana tabacum*.

Von *Nicotiana* und *Solanum* wurden Blattstiele mit Wasserdampf behandelt. Es wiederholten sich die bekannten Erscheinungen, welche bei kurzer und langer Versuchszone sich einstellen. Der Wassertransport dauert nach dem Abtöten ziemlich lange an. Bei 2 Solanumblättern wurden je 4 Teilblättchen weggeschnitten, was ein längeres Anhalten der Turgescenz zur Folge hatte, obwohl die Versuchszone bedeutender war als bei den übrigen Versuchen. Daß eine geringe Blattfläche das Welken aufhält, zeigt sich ebenfalls in andern Versuchen mit *Solanum*, bei denen die unversehrte Blattspreite unbedeutende Größe hatte.

Physalis wurde am Stengel auf 2 cm und 18 cm Länge abgetötet. Im letztern Fall blieben die Blätter 10 bis 11 Tage turgescent, im ersteren Fall 19 Tage. Dann welkten die untersten

Blätter. Die Sprosse mit kurzer Versuchszone färbten sich zuvor rot, jene mit langer Versuchszone und mit rascherem Welken zeigten die Verfärbung erst nach dem Welken. Die oberen Blätter welkten erst längere Zeit nach den untern. Der Kelch, der zur Zeit der Fruchtreife bei normalen Pflanzen rot gefärbt ist, nimmt einige Zeit nach dem Versuch braune Farbe an. Auch hier ist die Rotfärbung der Blätter um so intensiver, je mehr diese dem direkten Sonnenlicht ausgesetzt waren. Die allgemein gemachte Beobachtung, daß die größere Versuchsstrecke rasches Welken veranlaßt, wiederholt sich auch bei *Physalis*. Obgleich der Wassertransport über die Zone von 18 cm 8 bis 10 Tage anhält, ist er doch bedeutend größer bei der Zone von 2 cm; hier genügt er volle 18 Tage, um die Blätter turgescent zu erhalten.

Vor dem Abtöten wurden an allen Stengeln einige Blätter entfernt. Daß dieser Umstand für den Verlauf der Versuche nicht von Bedeutung war, zeigten mehrere Kontrollpflanzen, welche sich nicht im geringsten veränderten. Ohne Belang war auch die Verkleidung mit Asphaltlack.

Petuna welkte bei 2,5 cm langer Versuchszone nach 2 Tagen, bei 11 cm langer Strecke nach 1 Tag, also fast zu gleicher Zeit wie die abgeschnittenen Kontrollpflanzen. Der Wassertransport nach dem Ausfall der lebenden Stengelzellen war also sehr gering.

Mehr als in einer Hinsicht interessant sind die Versuche mit *Lycium barbarum*. Es wurden Äste mit Wasserdampf abgetötet am 7. Mai 1907, am 8. Juli desselben Jahres, am 7. und am 11. Mai 1908, bald auf gleiche, bald auf ungleiche Länge, Äste mit ähnlichen und ganz verschiedenen Blattverhältnissen. Die Versuchspflanzen vom Mai verhielten sich in beiden Jahren übereinstimmend sehr lange turgescent. Viel rascher welkten die Versuche vom Juli, obwohl die abgetötete Zone um das Vielfache kürzer war. Der Ausfall der Hubkraft ist also zu verschiedener Jahreszeit verschieden. Im Mai dauerte die Wasserleitung über die 5 cm lange Zone ca. 20 Tage an, im Juli 5 Tage; bei 20 cm langer Versuchsstrecke welkten die Maiversuche nach 17 und 18 Tagen, die Juliversuche dagegen bei 4 cm langer Zone nach 6 Tagen. Dieses Verhalten läßt sich nicht auf etwaige Verschiedenheiten der Blattflächen zurückführen, zumal, wie folgende Versuche zeigen, die ungleiche Blattzahl den Termin des Welkens nicht verschiebt.

2 Äste desselben Stammes, wovon der eine 110 Blätter, der andere 17 Blätter trug, wurden auf 40 bezw. 38 cm Länge in derselben Höhe über der Astbasis abgetötet. Obwohl die Blattzahl der beiden Äste sich zueinander verhielt wie 1 : 6,5, so welkten die Blätter doch zu gleicher Zeit, und nach 17 Tagen begannen sie zu dorren. Die Kontrolläste welkten ebenfalls gleichmäßig, innerhalb 1 bis 2 Tagen.

Bemerkenswert ist folgende Erscheinung: Als ich am 12. Juli, abends zwischen 6 und 7 Uhr die Versuchspflanzen kontrollierte, waren 2 Äste von *Lycium*, die ich am 8. Juli, nachmittags abgetötet hatte, welk. Die Blätter, welche der Versuchszone am

nächsten waren, hingen ganz schlaff herab. Am Morgen des 13. Juli, bevor die stärkere Transpiration begonnen hatte, waren die Blätter wieder vollständig turgescent und hatten sich aufgerichtet. Hierdurch aufmerksam gemacht, beobachtete ich die beiden Äste täglich mehrmals. Am Abend des 13. Juli waren die Blätter neuerdings welk, wie am vorhergehenden Tage. Um mich zu versichern, daß die Taubildung das geschilderte Verhalten der Blätter nicht bedingt haben konnte, wurden entsprechende Zweige und einzelne Blätter von Individuen derselben Art unter Wasser abgeschnitten und, mit Asphaltlack verklebt, neben den Versuchsästen aufgehängt. Am 14. Juli morgens waren die abgeschnittenen Blätter und Zweige welk, die Blätter an den beiden Ästen hatten sich wieder erholt und ganz normales Aussehen angenommen. Dieses Welken und Turgescentwerden wiederholte sich am Abend des 14. und 15. bezw. am Morgen des 15. und teilweise am Morgen des 16. Juli; an letzterem Tage erholten sich nur die Blätter des einen Astes, die übrigen blieben welk. Aus dem Verlaufe des Experimentes geht hervor, daß sowohl die verminderte Transpiration als auch der Nachschub von Wasser über die getötete Zone an der Erscheinung beteiligt sind. Übernacht werden die Gefäße so weit mit Wasser gefüllt, daß des andern Tages, bei neu eingesetzter reger Transpiration, die Blätter mit den zu Gebot stehenden Wassermengen auskommen und erst gegen Abend hin ein Ausfall entsteht, der die Blätter zum Welken bringt. Erreicht die nachgeschobene Wassermenge ein bestimmtes Maß nicht mehr, so daß der Wassergehalt der Leitbahnen unter die zulässige Grenze sinkt, dann fallen die Blätter endgültig dem Welken anheim. Die Tatsache, daß die Blätter bei langer Versuchszone schneller zum Welken gebracht werden als bei kurzer getöteter Zone, schließt die Anwesenheit von Verstopfungen aus. Dies Argument gilt natürlich auch bei den andern Versuchen, so oft dieselbe Erscheinung wiederkehrt.

An *Lycium* ist das lebhafte Wachstum auffallend, das lange Zeit nach dem Abtöten andauerte und das ich mehrmals genauer beobachtet habe. Als Beispiel sei der in den Tabellen angeführte 75 cm lange, auf 28 cm mit Wasserdampf abgetötete Ast besprochen. Es bildeten sich nach dem Abtöten nicht weniger als 9 neue Triebe, mit einer Gesamtzahl von 127 normal entwickelten Blättern. Die neuen Schosse hielten sich länger als der Hauptast turgescent. Sogar 53 Tage nach dem Versuch fanden sich noch einige frische Blätter, während der Hauptast nach 20 Tagen an Wassermangel litt. Die ersten Zeichen desselben bestanden meistens in einer spiralen Aufrollung der Blätter, worauf das Welken erfolgte.

Ob die Bildung so zahlreicher Triebe ohne Zufuhr von plastischen Baustoffen durch die tote Strecke erfolgt ist, läßt sich natürlich nicht sagen. Nach den Untersuchungen Fischer's (1891) erscheint es aber nicht unmöglich, daß, durch die abnormalen Verhältnisse veranlaßt, die erforderlichen Substanzen mit dem Wasserstrom emporgeschafft wurden.

Scrophulariaceae. (102—105.)

Unter den Veronicaarten hielt sich bei gleich langer Versuchsstrecke *Veronica arvensis* am längsten turgescent. Der Wassertransport über die 2 cm lange Zone dauerte bei der genannten Pflanze ungefähr 14 Tage an, bei *V. hederifolia* 4 bis 6 Tage, bei *V. chamaedris* ungefähr 4 Tage. Bei der letztern Spezies ist deutliches Welken nicht zu beobachten. Auch an der Kontrollpflanze tritt es nicht ein. Der Unterschied im Verhalten der Pflanzen, der sonst bei verschiedener Länge der Versuchsgürtel auftritt, ist hier nicht besonders deutlich zu sehen. Bei *V. hederifolia,* wo Versuche mit Wasserdampf und Parenchymentfernung gleichzeitig angestellt wurden, verhielten sich die Versuchsreihen wesentlich gleich. Das Welken war in mehreren Fällen von einer Verfärbung der Blätter begleitet. *V. arvensis* wies rotbraune Blattunterseite auf, *V. hederifolia* dieselbe Farbe am ganzen Blatt.

Sehr intensiv und von ziegelrotem Tone war die Farbe der Blätter von *Verbascum lychnitis,* aber nur in den Fällen, wenn die Versuchsstrecke geringe Ausdehnung hatte, wo also die Blätter erst nach längerer Zeit welkten. Sehr deutlich ist der Einfluß von der Länge der getöteten Strecke zu beobachten. Das Welken begann an den basalen Blättern und schritt langsam nach der Sproßspitze vor. Die Blüten welkten zuletzt. Bei 25 cm langer Zone dauerte die Wasserleitung 2 Tage lang in genügender Weise an, bei 10 cm 5 Tage und bei 7 cm 7 Tage. Als am 13. Tage nach dem Abtöten die Versuche abgebrochen wurden, fanden sich in keinem Versuchsexemplar Verstopfungen.

Plantaginaceae. (106.)

Von *Plantago major* wurden Blattstiele teils mit Wasserdampf oder Äther abgetötet, teils wurden die Leitbündel des Stieles aus den Parenchymscheiden gehoben und so die lebenden Zellen von der Mitwirkung an der Hebearbeit ausgeschaltet. Die Resultate sind bei allen drei Versuchsmethoden wesentlich dieselben, wenn die Versuchszone gleiche Länge hat. Je kürzer dieselbe ist, um so länger wird das Blatt mit Wasser in ausreichendem Maße versorgt. Der Wassertransport dauert bei ca. 10 cm langer Versuchsstrecke 6 oder 7 Tage an, bei 3 bis 4 cm meistens 8 Tage. Verkleidung der toten Partien war ohne Bedeutung. Dem Welken ging eine ausgeprägte Rotfärbung der Blattfelder voran. Die Nervatur des Blattes hingegen blieb immer grün bis zum Eintritt der Dürre.

Caprifoliaceae. (107—111.)

Zu Versuchen mit Wasserdampf dienten *Lonicera caprifolium, L. tartarica, Diervillea florida, Symphoricarpus racemosus* und *Sambucus nigra.*

Von *Lonicera caprifolium* wurden Äste mit reicher und armer Belaubung abgetötet. Blattarme Äste schienen rascher zu welken

als blattreiche. Gleichartige Versuchsobjekte nähern sich in ihrem Verhalten einander, gleichviel ob die getötete Zone mit Asphaltlack bekleidet oder nackt gelassen wird. Bei 30 cm Versuchsstrecke wurden die Blätter 6 Tage lang mit Wasser versorgt, bei 8 cm 8 Tage, wobei aber die Blattzahl etwa achtmal kleiner war. Das Welken nahm seinen Anfang an den basalen Blattpartien und schritt langsam gegen die Spitze vor.

Sehr ähnlich liegen die Verhältnisse bei *Lonicera tartarica;* das Welken begann aber am Sproßende.

Interessant ist diese Übereinstimmung darum, weil die beiden Spezies sehr ungleiche Gefäßweite aufweisen (Westermaier und Ambronn. 1881. S. 8.). Die entsprechenden Versuche der beiden *Lonicera* wurden an 2—3 jährigen Ästen ausgeführt.

Bei *Diervillea florida* hielt die Wasserleitung durch eine 28 cm lange Versuchszone 8 Tage an, bei 4 cm langer Zone 13 Tage, bei 12 cm 9 Tage.

Viel schneller wird sie eingestellt bei *Symphoricarpus.* Sie währte bei 27 cm langer Zone nur 2 Tage, bei 6 cm langer Zone 7 bis 8 Tage. Die unteren Blätter welkten zuerst.

Von *Sambucus* wurden zwei Versuchsreihen angestellt, die erste mit zweijährigen Ästen, welche ihre Blätter eben entfalteten; die andere mit einjährigen unverholzten Schossen, welche aus dem Fuße eines kräftigen Holunderstämmchens hervorgegangen waren. Der Standort der Versuchspflanzen ist halbschattig und etwas feucht. Die Äste mit halbentfalteten oder noch ganz kleinen Blättern verhielten sich verschieden. Eine verschiedene Einwirkung der kurzen und langen Versuchszonen ließ sich nicht erkennen. Sehr deutlich war sie dagegen bei den Versuchen mit den einjährigen Schossen und den wohlausgebildeten, großen Blättern zu ersehen. Die jüngeren Schosse welkten bei derselben Versuchsstrecke lange vor den älteren, während die entsprechenden Kontrollobjekte einen wesentlichen Unterschied nicht aufwiesen. Die durch das Abtöten ausgefallene Betriebskraft muß also in jüngeren Zweigen größer sein als in älteren. Dies gilt jedoch nur, wenn normale Blattverhältnisse vorhanden sind. Über die Versuche mit halbentfalteten Blättern läßt sich nichts Bestimmtes aussagen.

Adoxaceae. (112.)

Adoxa moschatellina, deren Blattstiele auf 7 cm und 2 cm mit Wasserdampf getötet wurden, hatte unmittelbar nach dem Vorgang ganz welke Blätter. Sie erholten sich aber wieder während der folgenden Nacht und blieben turgescent, bei den Pflänzchen mit 7 cm Versuchszone 6 Tage lang, bei jenen mit 2 cm Versuchsstrecke über 18 Tage. Nach 18 Tagen wurden die Pflänzchen durch ein Gewitter derart beschädigt, daß die Versuche aufgegeben werden mußten. Die Verkleidung der toten Partien schob den Eintritt des Welkens nicht auf.

Campanulaceae. (113—115.)

Zu den Versuchen wurden benutzt *Campanula trachelium, C. rapunculoides* und *C. isophylla.*

Bei *C. trachelium* wurde an einer Anzahl von Blattstielen das Parenchymgewebe um die Leitbündel auf eine bestimmte Strecke entfernt; eine Anzahl wurde mit Xylol, eine andere mit Wasserdampf abgetötet. Das letztere geschah auch mit einigen bodenständigen Pflanzenstengeln.

Die mit Xylol behandelten Objekte welkten früher als die übrigen mit entsprechenden Versuchszonen. Ob auch hier eine Schädigung der Blattzellen durch die angewendete Substanz vorliegt, könnte vielleicht die Wiederholung der Versuche mit längeren Strecken sicherstellen. Die Versuche mit Wasserdampf und Parenchymentfernung stimmen im allgemeinen in ihrem Verhalten überein; bei 2 cm langer Zone nähern sich auch Blätter und ganze Zweige, deren Achsen bezw. Blattstiele mit Wasserdampf abgetötet wurden. Der Wassertransport hielt je nach der gewählten Versuchszone verschieden lange an, bei 2 cm Länge z. B. 9 bis 11 Tage, bei 12,5 cm Länge 5 Tage, bei 58 cm Länge 4 Tage; durch tote Strecken von derselben Länge dauert die Wasserleitung gleich lange, ob die Versuche ins Frühjahr oder in den Sommer fallen. Bei mehreren Versuchen mit Wasserdampf trat tiefrote Blattfärbung auf.

Mit *C. rapunculoides* wurden Versuche mit Wasserdampf ausgeführt. Die Blätter, deren Stiele getötet wurden, welkten fast gleichzeitig, obgleich die Versuchsstrecke zwischen 7 und 2 cm schwankte. Der Wassertransport über die tote Zone ist ganz unbedeutend. Wahrscheinlich spielt hier die vorgeschrittene Vegetationszeit mit.

An *C. isophylla* wurden Zweige auf 12 und 13 cm mit Wasserdampf und mit tiefen Temperaturen von — 7° bis — 10° C. behandelt. Die letztere Art des Abtötens geschah in der Weise, wie sie bei *Tradescantia* beschrieben wurde. Während der Einlegung der Stengel in Eis war voraussichtlich keine Wasserbewegung möglich. Dies ist aber ohne Belang; denn die beiden Versuchsreihen verhalten sich übereinstimmend. Nach 8 bis 9 Tagen welkten die Blätter, nach 15 bis 16 Tagen waren sie dürr. Daß die Leitbahnen durch die tiefen Temperaturen nicht beschädigt wurden, geht aus dem Vergleich mit den abgeschnittenen Kontrollzweigen hervor; der Wassertransport dauerte ja in genügendem Umfange 7 Tage an.

Cucurbitaceae. (116.)

Blattstiele von *Cucurbita Pepo* wurden mit Xylol und Wasserdampf abgetötet. Die erstere Reihe wurde an Zimmerpflanzen ausgeführt, die zweite an Pflanzen im Freien. Die Versuche mit Xylol scheinen mir von zweifelhaftem Wert zu sein, da sich an den Blättern gewisse Veränderungen zeigten, welche wohl infolge des Aufsteigens von Xylol auftraten. Doch dauerte auch hier der Wassertransport

über die 6 cm lange Versuchszone 2 Tage lang, über die 2 cm lange Zone 4 Tage lang.

Bedeutend größer ist die gehobene Wassermenge bei den Versuchen im Freien, welche in den Monat August fielen. Die Kontrollblätter welkten nach 4 bis 5 Stunden, die Versuchspflanzen nach 6 bis 7 bezw. nach 9 Tagen, je nach der Versuchszone, welche 3,5 und 24 cm betrug. In einem Falle konnte ich eine ähnliche Erscheinung beobachten, wie sie bei *Lycium* zu sehen war. Das Blatt, das am 18. August bedeutend welk war, hatte sich übernacht sichtlich erholt. Allerdings konnte der Einfluß der Taubildung nicht in Betracht gezogen werden, da die Erscheinung am Morgen des 19. ausblieb. Nach 10 Tagen trat Dürre ein, und nach weiteren 5 Tagen hatte sie sich über das ganze Blatt verbreitet. Eine fördernde Wirkung der Asphaltlackverkleidung läßt sich nicht erkennen. Knickung der Blattstiele ist ohne Belang für die Wasserleitung.

Dipsaceae. (117.)

Von *Knautia arvensis* wurden Stengel auf bestimmte Strecken mit Wasserdampf getötet. Die verschiedene Wirkung der verschiedenen Versuchsstrecken ist besser aus dem Zeitpunkt des Dorrens zu ersehen als aus dem Eintritt des Welkens, da diese Erscheinung des öfteren ausblieb. Wie lange der Wassertransport andauerte, läßt sich deshalb nicht genau bestimmen. Er dürfte aber auch im ungünstigsten Falle 2 bis 3 Tage in genügendem Maße angehalten haben. Meistens stellte sich nach dem Welken tiefrote und zum Teil schwärzliche Färbung der Blätter ein, welche in viel geringerem Umfang und nicht so intensiv auch bei unversehrten Pflanzen beobachtet wurde. Knickung der Stengel war auch bei *Knautia* bedeutungslos für den Wassertransport.

Compositae. (118—127.)

Aus der Familie der Kompositen wurden zu Versuchen benutzt: *Crepis biennis, Lampsana communis, Taraxacum officinale, Hieracium pilosella, Helianthus annuus, Chrysanthemum leucanthemum, Eupatorium cannabinum, Tussilago farfara, Adenostyles alliariae* und *Senecio Fuchsii.*

An *Crepis* wurde der Stengel auf 10, 5 und 2 cm abgetötet. Das Welken ist nicht immer deutlich sichtbar. Tritt es auf, so welkt die Sproßspitze zuerst. Bei den Versuchspflanzen desselben Alters läßt sich die allgemeine Erfahrung auch hier beobachten, daß die Blätter bald welken, wenn die Versuchszone lang ist, daß sie aber um so länger frisch bleiben, je kürzer dieselbe gewählt wurde. Die jüngere Pflanze welkte früher als die andern.

Lampsana, deren Stengel ebenfalls mit Wasserdampf abgetötet wurde, welkte sofort nach dem Versuch, erholte sich wieder und welkte endgültig nach 4 bezw. 3 Tagen, wenn die tote Strecke 6 bezw. 18 cm betrug. Der Wassertransport dauerte also 3 und

2 Tage an. Probepflanzen auf Knickung blieben ohne jede Veränderung.

An *Taraxacum* wurden 2 Versuchsreihen ausgefürt. Aus der ersten ist die verschiedene Einwirkung von kurzen und langen Zonen nicht zu ersehen, wohl aber aus der zweiten, wo jüngere Blätter zur Verwendung kamen. Es zeigte sich auch, daß dieselbe getötete Zone bei jüngern und ältern Blättern ein verschiedenes Kräftedefizit bedeutet. Bei den Versuchen im Juni hielt der Wassertransport nur 3 bis 4 Tage an, bei den analogen Versuchsobjekten im Mai ca. 14 Tage; dabei ist aber zu beachten, daß das Welken in einem Falle ausblieb.

Von *Hieracium* wurden Blätter und Blütenschäfte mit Wasserdampf getötet. Es wiederholen sich die oft genannten Erscheinungen infolge verschiedener Länge der Versuchszonen. Bemerkenswert ist die Tatsache, daß Blüten viel länger turgescent bleiben als Blätter, wenn die getötete Strecke von derselben Länge war. Sehr intensiv und deutlich in ihrer Abhängigkeit vom Sonnenlichte erkennbar, trat die Rotfärbung der Blätter ein. Man hatte es hier vollkommen in der Hand, Rotfärbung auf beliebigen Blattstellen der Ober- und Unterseite hervorzurufen, wenn man dieselben dem direkten Sonnenlicht aussetzte. Der Wassertransport dauerte über getötete Blattpartien 1 bis 4 Tage an, je nach der Länge derselben; in den Blütenschäften währte er 4 bis 6 Tage.

Von *Helianthus* wurden Blattstiele von verschiedenem Alter mit Wasserdampf abgetötet. Die älteren, großen Blätter welkten nach 3 Tagen, obwohl die Versuchsstrecke 19 cm betrug; die jüngeren, kleinen Blätter nach 1 und 2 Tagen, bei einer Zone von 6 und 3,5 cm. Der Ausfall der Hubkraft durch das Ausschalten der lebenden Stengelzellen ist also im früheren Alter bedeutend größer. Ein wesentlicher seitlicher Wasseraustritt findet nicht statt.

Wie bei *Hieracuim*, so trat auch an Blättern von *Chrysanthemum*, von welcher Pflanze die Stengel auf bestimmte Zonen mit Wasserdampf getötet wurden, Rotfärbung ein. Die übrigen Resultate sind jenen von *Hieracium* ganz ähnlich.

Von *Eupatorium* wurden Zweige und Pflanzen mit vieler Belaubung abgetötet. Bei 20 cm Versuchszone hielten sich die Blätter 5 Tage frisch; bei 3 cm toter Strecke 9 bis 10 Tage. Da die Kontrollzweige nach 3 Tagen welkten, dauerte die Wasserleitung ohne die lebenden Stengelzellen nur geringe Zeit an. Seitlicher Wasseraustritt findet auch hier nicht statt.

An *Tussilago farfara* wurden Experimente mit Wasserdampf und Äther ausgeführt. Letztere sind aber wertlos geworden, wahrscheinlich durch das Aufsteigen der giftigen Lösung in die Blätter. Seitlicher Wasseraustritt ließ sich nicht nachweisen, wohl aber die verschiedene Wirkung ungleicher Versuchsstrecken. Die Kontrollblätter welkten nach $^1/_2$ Tag; ohne die Tätigkeit der lebenden Blattstielzellen wurde also 7 Tage bezw. $^1/_2$ Tag genügend Wasser gehoben über eine Strecke von 3,5 und 18 cm. Dies gilt für die Blätter normaler Größe. In jüngeren Blattstielen scheint die Wasserleitung über längere Zonen länger anzuhalten.

Von *Adenostyles* wurden Blattstiele auf 10 und 2 cm mit Wasserdampf behandelt. Die Resultate sind dieselben wie bei *Tussilago*, nur ist die Leitungsfähigkeit der toten Elemente geringer.

Senecio Fuchsii wurde auf 40 und 2 cm abgetötet, ebenfalls mit Wasserdampf. Im ersten Falle trat der Wassermangel innerhalb weniger Stunden, gleichzeitig mit dem Welken der Kontrollpflanzen, ein; im zweiten Fall dauerte die Wasserleitung 4 bis 5 Tage an. An allen Versuchspflanzen mußte eine Anzahl Blätter entfernt werden. Daß dieser Eingriff ohne Bedeutung war, zeigten die Kontrollversuche. Das Welken begann an den basalen Blattpartien und schritt rasch zur Spitze vor. Verstopfungen konnten hier, wie in den meisten Fällen, nicht nachgewiesen werden.

B. Belege.

Gramineae.*)

Tabelle 1. *Bromus sterilis.*	Länge d. Versuchspflanze	Blattzahl	Länge der abgetöteten Strecke	Lage derselben über dem Boden	Standort der Versuchspflanze	Zeit der Versuche	Kontrolle und Bemerkungen
Zahl der Versuche: 10	cm 62	4	10 (A-L)	20—30	sehr sonnig	22. 5. vorm.	nach 13 Tagen sind die Spitzen der Blätter rotbraun; nach 17 Tagen sind die Blätter dürr, die Halme noch grün.
	55	3	8 (A-L)	17—25			nach 13 Tagen an den Spitzen der Blätter gelbrote Flecken; nach 19 T. Blätter dürr, Halme noch grün.
Kontrollpflanzen (A-L)							nach 5 Tagen dürr, ausgenommen die Halme. Welkerscheinungen sind nicht zu beobachten. Unterste Blätter dorren zuerst, dann die oberen, zuletzt der Halm.
Tabelle 2. *Dactylis glomerata*							
Zahl der Versuche: 16	123	4	16 (A-L)	9—25	vormittags Sonne, nachmittags Schatten	21. 6. nachm.	nach 12 Tagen Blattspitzen dürr; nach 14 Tagen ganz dürr.
	103	4	10 (A-L)	6—16			nach 12 Tagen zwei Blätter zur Hälfte gelb; nach 14 Tagen dürr.
	105	1	30 (A-L)	6—36			nach 9 Tagen rotbraun und dürr; nur der Halm noch grün.
	94	1	10 (A-L)	3—13			Blatt an der Spitze gelbrot nach 12 Tagen; nach 14 Tagen dürr.
Kontrollpflanzen (A-L)							nach 7—8 Tagen dürr. Deutliches Welken tritt nicht auf. Zuerst dorren die Blätter und zwar die Blattspitzen, dann der Halm, zuletzt die Gelenkpolster. Untere Blätter dorren vor den obern. Kontrollpflanzen auf Knickung blieben die ganze Zeit der Versuche unverändert.

*) A-L., Paraff., Bw. bedeutet, daß der Versuchsgürtel mit Asphaltlack, Paraffin oder Baumwachs luftdicht umkleidet, oder daß bei abgeschnittenen Pflanzen die Schnittfläche mit der betreffenden Substanz verklebt wurde.

Tabelle 3.							
Poa pratensis	120	4	5 (A-L)	30—35	sonnig	24. 6. abends	nach 9 Tagen Blätter gelb und dürr; Halm noch wasserhaltig.
	100	4	10 (A-L)	5—10			nach 9 Tagen Blätter gelb und dürr. Halm noch grün.
Zahl der Versuche: 16	112	4	20 (A-L)	45—65			nach 9 Tagen ist auch der Halm dürr, die Blätter nach 5–7 Tagen.
Kontrollpflanzen (A-L)							nach 5 Tagen gelb und dürr, sowohl Blätter und Halme.
Tabelle 4.							
Agropyrum repens	95	3	15 (A-L)	58—73	sonnig	24. 6. abends	nach 9 Tagen Blätter an den Spitzen gelb und dürr; nach 13 Tagen Blätter dürr, Halme noch grün.
	125	3	20 (A-L)	25—45			nach 9 Tagen untere Blätter rotbraun, oberstes gefaltet; nach 12—13 Tagen dürr, Halm noch grün.
Zahl der Versuche: 16	115	3	5 (A-L)	55—60			nach 9 Tagen unterstes Blatt fleckig, die oberen grün; nach 13 Tagen beginnt zu dorren.
Kontrollpflanzen (A-L)							nach 6 Tagen dürr.
							Deutliches Welken tritt nicht auf. Das Vordringen des Wassermangels wie bei den vorigen Versuchen.
Tabelle 5.							
Glyceria plicata	120	4	20 (A-L)	20—40	sonnig	24. 6. abends	nach 8 Tagen Blätter dürr, Ähren und Halme grün; nach 13 Tagen ganz dürr.
	125	4	10 (A-L)	20—30			nach 10 Tagen Blätter dürr; nach 15 Tagen ganz dürr.
Zahl der Versuche: 12							
Kontrollpflanzen (A-L)							nach 5 Tagen ganz dürr.
							Welken tritt nicht ein.

	Länge d. Versuchspflanze	Blattzahl	Länge der abgetöteten Strecke	Lage derselben über dem Boden	Standort der Versuchspflanze	Zeit der Versuche	Kontrolle und Bemerkungen
Tabelle 6. *Arrhenatherum elatius*	82	1	28 (A-L)	12—40	sonnig	25. 6. nachmitt.	nach 8 Tagen Blatt dürr, nach 12 Tagen auch der Halm.
Zahl d. Versuche: 18	56	1	5 (A-L)	11—16			nach 8 Tagen beginnt das Blatt zu dorren; nach 12 Tagen dürr und gelb, besonders die Spitze.
	77	3	5 (A-L)	13—18			nach 12 Tagen unterstes Blatt dürr; die beiden oberen grün.
Kontrollpflanzen (A-L)							nach 4 Tagen dürr.
	101	1	50 (A-L)	10—60		10. 8.	nach 8 Tagen dürr.
	100	3	10 (A-L)	10—20			das unterste Blatt ist nach 8 Tagen dürr, das mittlere teilweise gelb, das oberste frisch. Nach 14 Tagen ist auch der Halm dürr.
Kontrollpflanzen (A-L)							nach 4 Tagen dürr.
							Welken undeutlich. Die Ähren bleiben am längsten frisch.
Tabelle 7. *Lolium perenne.*	69	2	24 (A-L)	2—26	sonnig	25. 6. vorm.	nach 8 Tagen dürr.
Zahl der Versuche: 15	70	2	10 (A-L)	10—20			nach 9 Tagen unterstes Blatt dürr; das obere zum Teil ebenfalls.
Kontrollpflanzen (A-L)							nach 6 Tagen dürr. Welken tritt nicht ein.
Tabelle 8. *Cynosurus cristat.*	80		25 (A-L)	12—37	sonnig	25. 6. nachm.	nach 10 Tagen dürr.
Zahl der Versuche: 14	75		15 (A-L)	5—20			nach 12 Tagen dürr; die Ähren ausgenommen.
Kontrollpflanzen (A-L)							nach 8 Tagen dürr. Welken undeutlich.

Tabelle 9.							
Bromus hordeaceus.	61		7—8 (A-L)	12—20	sonnig	25. 6. vorm.	nach 13 Tagen welk; nach 16 Tagen dürr.
Zahl der Versuche: 15	60		20 (A-L)	10—30			nach 9 Tagen welk; nach 12 Tagen dürr.
	55		15 (A-L)	10—25			wie vorige.
Kontrollpflanzen (A-L)							nach 9 Tagen dürr.
Tabelle 10.	157	2	18 (A-L)	32—50	sonnig	1. 7. nachm.	nach 5 Tagen gelblich; nach 10 Tagen dürr, auch die Halme; die Blätter bereits am 6. Tage.
Secale cereale.	40[1]	3	7 (A-L)	15—22			nach 5 Tagen gelb; nach 9—10 Tagen dürr.
	80	1	4 (A-L)	16—64			nach 10 Tagen dürr, aber noch grün.
Zahl der Versuche: 8	95	5	10 (A-L)	5—15			nach 5 Tagen unterste zwei Blätter dürr und gelb, das dritte gelbrot, an der Spitze noch grün; das vierte an der Spitze gelb; ebenso das fünfte; nach 7 Tagen die Mehrzahl der Blätter dürr.
Kontrollpflanzen (A-L)							nach 4 Tagen zum Teil, nach 7 Tagen alle Blätter dürr. Welken undeutlich.
Tabelle 11.	42	4	6 (A-L)	5—11	sonnig und sehr warm	17. 8.	nach 2 Tagen oberstes Blatt an der Spitze rot; nach 6—7 Tagen dürr.
Miscanthus polydactylos Voss.	35	2	22 (A-L)	0—22			oberstes Blatt nach 2 Tagen halb dürr; nach 5 Tagen dürr.
Zahl der Versuche: 3							
Kontrollpflanzen (B-w)							am 17. 8. welk; nach 2 Tagen dürr. Welken undeutlich an den abgetöteten Pflanzen, ist dagegen an den abgeschnittenen Objekten zu beobachten.
Tabelle 12.							
Bambus. aurea hort.	65	5	20	10—30	sonnig	9. 8.	nach 3 Tagen beginnen die Spitzen der Blätter sich einzurollen; nach 6 Tagen unterste zwei Blätter gelb; nach 10 Tagen Blätter dürr.
Zahl der Versuche: 3	60	6	22	10—32			
	63	3	10	11—21			nach 5 Tagen gelblich; nach 13 Tagen dürr.
Kontrollpflanzen (A-L)							nach 3 Tagen eingerollt; nach 6 Tagen dürr.

[1]) Ist eine jüngere Pflanze.

Araceae.

Tabelle 13. *Arum maculatum.*	Länge des Blattstieles	Blattfläche	Länge der abgetöteten Strecke	Lage derselben über dem Boden	Standort der Versuchspflanze	Zeit der Versuche	Kontrolle und Bemerkungen
	10	10 : 11	8,5 (A-L)	1—9,5	halbschattig und etwas feucht	26. 4.	nach 10 Tagen welk; nach 16 Tagen dürr.
	21	7 : 8	11 (A-L)	5—16			nach 14 Tagen gelb und halb dürr.
Versuche mit Äther;							
Zahl derselben: 8.	14	8 : 8,5	14 (A-L)				nach 13 Tagen gelb und dürr.
	20	10 : 8,5	10 (A-L)	5—15			nach 10 Tagen gelblich; nach 16 Tagen dürr.
Versuche mit Xylol;	11	14 : 7	7 (A-L)	2—9		26. 4.	nach 9 Tagen verfärben sich die Blätter gelb;
Zahl derselben: 12.	10	8 : 8	7 (A-L)	1—8			nach 14 Tagen sind sie dürr.
Versuche mit Wasserdampf;	13	6 : 7	7 (A-L)	3—10		6. 5.	am 6. Tage tritt leichte Gelbfärbung ein; nach 14 Tagen dürr.
Zahl derselben: 10.	20	8,5 : 10	14 (A-L)	3—17			nach 10 Tagen gelb; nach 13 Tagen dürr.
Kontrollpflanzen							nach 2 Tagen welk; nach 10 Tagen dürr.
	18	10 : 7,5	7 (A-L)	8—15			nach 15 Tagen dürr.
	12	6 : 7	7 (A-L)	3—10			nach 9 Tagen stark welk; nach 15 Tagen dürr.
							nach 1 Tag welk; nach 10 Tagen dürr.
Kontrollpflanzen (A-L)							Welken ist nicht immer deutlich zu beobachten. Mehrere Pflanzen, deren Blattstiele geknickt und in dieser Stellung festgebunden wurden, blieben unverändert während der ganzen Zeit der Versuche.

Commelinaceae.

Tabelle 14. *Tradescantia viridis.*	Länge des Zweiges	Blatt-zahl	Länge der abgetöteten Strecke	Lage derselben über dem Boden	Zeit der Versuche	Kontrolle und Bemerkungen
Zahl der Versuche: 25. Versuche mit Wasserdampf.	30 32	7 7	10 20	2—12 2—22	4. 1.	nach 6 Tagen welk. nach 4—5 Tagen welk. } nach ca. 1 Monat beginnen die untersten Blätter zu dorren.
Versuche mit Xylol.	34	7	10	2—12		nach 6 Tagen sind die 3 untersten Blätter welk; nach 30 Tagen ist das unterste Blatt gelb und dürr.
Versuche mit Temperatur von 0° C.	36	10	15	5—20		Es trat keine Veränderung ein, trotzdem der Versuch von 5—9 Uhr gedauert hatte.
Versuche mit tiefer Temperatur von — 7—10 Grad. Dauer des Versuchs: 20 Min.	32	7	12	5—17		nach 5 Tagen die untersten 3 Blätter welk; nach 32 Tagen unterstes Blatt dürr.
Temperatur von 0,5 bis —1 Grad.	35	7	13	4—17		wie vorige.
Kontrollpflanzen.						nach 4—5 Tagen welk, nach 27—30 Tagen dürr. Das Welken schreitet langsam von unten nach oben vor. Mehrfach geknickte Pflanzen blieben unverändert.

Liliaceae.

Tabelle 15. *Convallaria majalis*	Länge des Blattstieles	Länge des Blattes	Länge der abgetöteten Strecke	Lage derselben über dem Boden	Standort	Zeit der Versuche	Kontrolle und Bemerkungen
Zahl der Versuche: 10	10	13	3 (P.)	4,5—7,5	schattig und feucht	31. 5. nachm.	Alle Blätter blieben 18—20 Tage vollständig frisch; nach 20 Tagen welkten sie; erst anfangs Juli dorrten sie.
	10	12	6 (P.)	2—8			
	5	10[1])	3,5 (P.)	0,5—4			Ein Unterschied im Wassermangel bei jüngeren und älteren Blättern oder bei kurzer und langer Zone ist nicht deutlich bemerkbar.
	2,5	10[1])	1 (P.)	0—1			
Kontrollpflanzen							nach 8 Tagen noch vollständig frisch; nach 12 Tagen welk; nach 20 Tagen zur Hälfte dürr.
							Pflanzen, welche geknickt und in dieser Stellung festgehalten wurden, blieben während der ganzen Versuchszeit frisch.
Tabelle 16. *Hemerocallis fulva*		75	20 (A-L)	18—38	Am Morgen schattig; von 10 Uhr an sonnig	11. 7. nachm.	nach 11 Tagen welk und gelb; nach 26 Tagen dürr.
Zahl der Versuche: 7		76	20	18—38			wie vorige.
Versuche an Blättern.		65	2 (A-L)	20—22			nach 16 Tagen welk; nach 30 dürr.
							die Blattspitzen welken zuerst.
Kontrollpflanzen							nach 2 Tagen welk; nach 6 Tagen gelb.

[1]) Sind jüngere Blätter.

	Länge der Strecke	Abgetöt. Strecke	Lage derselben über dem Boden	Blattzahl	Standort	Zeit der Versuche	
Versuche an ganzen Pflanzen mit Blüten	60—70	2 (A-L)	1—3	8	wie vorige	11. 7.	nach 5 Tagen sind die zwei Blätter, welche zu äußerst liegen, welk, die inneren turgescent;
	60—70	2 (A-L)	2—4	8			nach 24 Tagen äußere Blätter dürr und gelb; die inneren nur an d. Spitze gelb, sonst grün, aber welk.
Kontrollpflanzen							nach 2 Tagen welk; nach 6 Tagen gelb.
							Die Blüten blieben am längsten turgescent.

Tabelle 17. *Hostia plantaginea* Aschers. Zahl der Versuche: 6	Länge der Blattstiele	Länge der abgetöt. Strecke	Lage derselben über dem Boden	Blattgröße	Standort	Zeit der Versuche	
	40	37 (A-L)	2—39	20 : 16	schattig	23. 7. vorm.	nach 12 Tagen gelblich; nach 24 Tagen dürr.
	52	2 (A-L)	10—13	22 : 18			nach 15 Tagen gelblich verfärbt; nach 26—28 Tagen dürr.
	38	46	2—38	18 : 18			nach 12 Tagen gelb; nach 23 Tagen dürr.
Kontrollpflanzen							nach 11 Tagen stark welk; nach 20—22 Tagen dürr.
							Welken tritt nur auf an den abgeschnittenen Blättern. Knickung der Blattstiele ist ohne Bedeutung.

Amaryllidaceae.

Tabelle 18. *Narcissus pseudonarcissus.*	Länge des Blattes	Länge der abgetöteten Strecke	Lage derselben über dem Boden	Standort	Zeit der Versuche	Kontrolle und Bemerkungen
Zahl der Versuche: 10	34	15 (A-L)	1—16	sonnig	3. 6. abends	nach 6 Tagen welk und Spitze gelb; nach 8 Tagen gelb und dürr.
	40	15 (P)	1—16			nach $4^1/_2$ Tagen Spitze gelb; nach 6 Tagen zur Hälfte gelb unddürr.
	43	10 (A-L)	11—21			wie vorige.
	37	12 (A-L)	4—16			nach $4^1/_2$ Tagen Blattende auf 5 cm Länge gelb; nach 7 Tagen gelb und dürr.
	32	6 (A-L)	6—12			nach 5 Tagen Spitze des Blattes gelb; nach 7 Tagen gelb und dürr.
Kontrollpflanzen (A-L)						nach 4 Tagen welk und Spitze gelb; nach 5–6 Tagen dürr.
						Knicken der Blätter bleibt ohne sichtbare Wirkung auf das Welken der Blätter.

Iridaceae.

Tabelle 19. *Gladiolus* spec.	Länge der Pflanze	Abgetötete Strecke	Lage derselben über dem Boden	Blattzahl	Standort	Zeit der Versuche	Kontrolle und Bemerkungen
Zahl der Versuche: 4	55	30 (A-L)	1—31	3	sonnig	8. 8. nachm.	nach 11 Tagen dürr.
	70	10 (A-L)	5—15	3			nach 11 Tagen rötlich-braun, aber nicht eigentlich welk; nach 16 Tagen dürr.
Kontrollpflanzen (A-L)							nach 6 Tagen dürr.
							Welken undeutlich.

Urticaceae.

Tabelle 20. *Urtica dioica.*	Länge der abgetöt. Objekt.	Länge der abgetöt. Strecke	Lage derselben über dem Boden	Blattzahl	Standort	Zeit der Versuche	Kontrolle und Bemerkungen
Zahl der Versuche: 5							
Versuch mit ganzen Pflanzen	130	60 (A-L)	10–70	8	sehr warm und sonnig	9. 8.	nach 2 Tagen welk; nach 5 Tagen dürr.
	125	60	10–70	10			wie vorige.
Versuche mit Blattstielen	6	2 (A-L)					nach 1—2 Tagen welk; am Abend des zweiten Tages bereits dürr. Der Unterschied, durch die verschiedene Versuchszone bedingt, ist gering.
	6	5 (A-L)					
Kontrollobjekte für beide Versuchszeiten (A-L)							Abgeschnittene ganze Pflanzen nach 2 Tagen dürr. Abgeschnittene einzelne Blätter am gleichen Tage welk; nach einem Tag dürr.

Cannabinaceae.

Tabelle 21. *Cannabis sativa.*	Länge der abgetöt. Pflanze	Länge der abgetöt. Strecke	Lage derselben über dem Boden	Blattverhältnisse	Standort	Zeit der Versuche	Kontrolle und Bemerkungen
Zahl der Versuche: 5	70[1]	8	4–12	sehr reich beblättert	sonnig	9. 7.	Oberste Blätter nach 1 Tag welk, untere noch frisch; nach 10 Tagen dürr.
	80[2]	20	0–20	nur 16 Blätter			nach 4 Tagen oberste Blätter lahm; nach 6 dürr.
	95[1]	10 + 2	4–14 / 47—49	sehr reich beblättert			nach 1 Tag obere Blätter welk; nach 7—9 Tagen dürr; die Blätter ob der kürzeren Versuchszone bereits nach 6 Tagen dürr.
Kontrollpflanzen ♀ und ♂ (A-L)							sowohl ♀ als ♂ Pflanzen nach 10 Minuten nach dem Abschneiden welk; nach 1 Tag untere Blätter dürr; nach 4 Tagen vollständig dürr.

[1]) sind ♀ Pflanzen. [2]) sind ♂ Pflanzen.

Polygonaceae.

	Länge der abgetöt. Objekt.	Länge der abgetöt. Strecke	Lage derselben über dem Boden	Blattverhältnisse	Standort	Zeit der Versuche	Kontrolle und Bemerkungen
Tabelle 22. *Rumex acetosa.*				Zahl			
Zahl der Versuche: 3	64	4	7—11	8	schattig	21. 5. nachm.	nach 6 Tagen welk.
	60	28	2—30	9			nach 4 Tagen welk.
Kontrollpflanzen (A-L)							nach 2 Tagen welk.
Tabelle 23. *Rheum undulatum*			über Blattstielgrund	Blattfläche			
	28	12 (A-L)	4—16	28 : 25	von 10 Uhr vormittags an sonnig	27. 7.	nach 12 Tagen einige rote Flecken; nach 14 Tagen welk; nach 19 Tagen dürr.
Zahl der Versuche: 5	32	25 (A-L)	2—27	20 : 18			nach 14 Tagen dürr.
	32	2 (A-L)	15—17	20 : 18			nach 12 Tagen gelbe und rote Flecken, aber turgescent; nach 16 Tagen welk.
Kontrollpflanzen (A-L)							nach 2 Tagen welk; nach 10 Tagen dürr.
Tabelle 24. *Polygonum aviculare*	45	22 (A-L)	5—27	7	sonnig	10. 8.	nach 5 Tagen welk; nach 12 Tagen dürr.
Zahl der Versuche: 5	46	3 (A-L)	8—11	8			nach 9 Tagen welk; nach 14 Tagen dürr.
Kontrollpflanzen (A-L)							nach 1 Tag welk; nach 3 Tagen dürr.

Tabelle 25. *Polygonum virginianum.*				Blattfläche			
	8	8 (A-L)		25 : 17	sonnig	17. 8.	nach 2 Tagen welk; nach 4 Tagen dürr.
Zahl der Versuche: 5 Versuche m. Blattstiel.	5	2,5 (A-L)		22 : 15			nach 2—3 Tagen welk; nach 4 Tagen halb dürr.
Kontrollpflanz. (A-L)							nach 1 Tag welk; nach 2 Tagen dürr.
Versuche mit Zweigen	21	2,5 (A-L)	5—7,5 über Zweigbasis	3 Blätter			nach 1 Tag welk; nach 2 Tagen fast dürr.
Kontrollzweig (A-L)							am 1. Tag nach Abschneiden welk; am 2. dürr.

Caryophyllaceae.

Tabelle 26. *Stellaria media.*	Länge d. Versuchspflanze	Länge der abgetöteten Strecke	Lage derselben über dem Boden	Blattzahl	Standort	Zeit der Versuche	Kontrolle und Bemerkungen
Zahl der Versuche: 8	29	14 (A-L)	6—20	4	nachmittags schattig	23. 5.	nach 3 Tagen welk; nach 12 Tagen dürr.
	28	7 (A-L)	13—20	4			nach 4 Tagen welk; nach 14—15 Tagen dürr.
Kontrollpflanzen (A-L)							nach 1 Tag welk; nach 4 Tagen dürr.
							Stengel, welche geknickt und so festgehalten wurden, ließen keine Veränderung erkennen während der ganzen Versuchszeit.

Tabelle 27. *Moehringia trinervia*	Länge d. Versuchspflanze	Länge der abgetöt. Strecke	Lage derselben über dem Boden	Blattzahl	Standort	Zeit der Versuche	Kontrolle und Bemerkungen
	15[1])	2,5	3—5,5		feucht und schattig	8. 6. nachm.	nach 11 Tagen welk.
Zahl der Versuche: 10	30	2,5 (P)	8—10,5				nach 8—10 Tagen welk.
	23	3 (P)	13—16				nach 7 Tagen welk.
	25	3 (A-L)	4—7				nach 10 Tagen welk.
Kontrollpflanzen (A-L)							nach 4 Tagen welk; nach 7 Tagen halb dürr. Länger als 11 Tage konnten die Versuche nicht verfolgt werden. Knickung ist für diesen Zeitraum ohne sichtlichen Einfluß geblieben.

Ranunculaceae.

Tabelle 28. *Ficaria verna*	Länge der abgetöt. Objekt.	Länge der abgetöt. Strecke	Lage derselben über dem Boden	Blattverhältnisse	Standort	Zeit der Versuche	Kontrolle und Bemerkungen
				Fläche			
Zahl der Versuche: 20	15	9,5	2,5	4 : 4	schattig	27. 4. nachm.	nach 2 Tagen welk; nach 6 Tagen dürr.
	14	13	0—13	2,5 : 2,5			nach 2 Tagen welk; nach 6 Tagen dürr.
Kontrollpflanzen (A-L)							nach 2 Tagen welk; nach 6 Tagen dürr. Ein Unterschied zwischen Versuchen mit kurzer und langer Zone ist nicht deutlich zu bemerken, auch bei gleicher Blattfläche. Pflanzen, welche geknickt und so festgehalten wurden, blieben immer frisch.

[1]) Ist ein junges Pflänzchen. Mehrere ähnliche Versuche mit jüngeren Pflanzen ergaben dasselbe Resultat, daß sie nämlich nach den älteren mit gleicher Zone welkten.

Tabelle 29. *Anemone nemorosa*	5	2,5 (A-L)	2,5—5	großes Blatt	etwas feucht; nachmittags schattig	10. 4. abends	nach 8 Tagen unbedeutend welk; nach 13 Tagen stark welk, jedoch weniger als die folgenden, nach 18 Tagen dürr.
Zahl der Versuche: 12	6[1])	6 (A-L)	0—6	mittelgroßes Blatt			nach 5–6 Tagen beginnt zu welken; nach 19 Tagen dürr; die Blüte dorrte bereits am 13. Tage.
	6	5 (A-L)	0,5—5,5	großes Blatt			nach 8 Tagen welk; nach 18 Tagen dürr.
Kontrollpflanzen mit und ohne Blüten, teils mit, teils ohne (A-L)							nach 2 Tagen unbedeutend, nach 3 Tagen stark welk; nach 12 Tagen dürr. Die Blüten welken kurz vor den Blättern. Die unversehrten Anemonen waren bis zum 18. 4. ca. 3 cm gewachsen; die getöteten Versuchspflanzen dagegen blieben unverändert in ihrer Stengellänge.
Tabelle 30. *Anemone ranunculoides*	12	7 (A-L)	2—9	mittelgroßes Blatt	halbschattig	11. 5. nachm.	nach 3 Tagen unbedeutend welk, erholt sich wieder; nach 6 Tagen wieder welk; nach 9 Tagen turgescent, da kühles Wetter eingetreten; nach 10 Tagen stark welk.
Zahl der Versuche: 10	13	4 (A-L)	4—8	„			verhält sich ähnlich wie vorige; nach 11—12 Tagen welk; nach 16 Tagen dürr.
	11,5	7 (P)	2—9	„			wie vorige, aber nach 14 Tagen dürr.
Kontrollpflanzen (A-L)							nach 5 Tagen welk; nach 9 Tagen dürr.

[1]) Ist eine Versuchspflanze mit Blüten.

Tabelle 31. *Aconitum Napellus.*	Länge d. Versuchsobjekte	Länge d. abgetöteten Strecke	Lage derselben über d. Blattstielgrund	Blattfläche	Standort	Zeit der Versuche	Kontrolle und Bemerkungen
Zahl der Versuche mit Blattstielen: 6	5	1 (A-L)	20—21	ziemlich große, gleichartige Blätter	Bergwiese, Nordhang	24. 9.	nach 13 Tagen dürr, an den Zipfeln braun.
	4	3 (A-L)	22—25				
	Länge der Pflanze			Blattzahl			
Versuche mit ganzen Pflanzen	45	2 (A-L)	20—22	7			nach 3 Tagen rötlich gefärbt, welche Färbung nach und nach karminroten Ton annimmt; nach 15 Tagen dürr.
Kontrollblätter und Kontrollpflanzen							nach 3 Tagen dürr und hellbraun.

Tabelle 32. *Aconitum Lycoctonum*	Länge d. Blattstiele						
	20	13 (A-L)	5—18 ob. Boden	sehr große Blätter			nach 3 Tagen fleckig; nach 12 Tagen dürr.
	13[1])	2 (A-L)	2—4 ob. Blattgrund				nach 3 Tagen alle Blattzipfel schwach braun angelaufen; nach 16 Tagen dürr.
Zahl der Versuche: 6	13	2 (A-L)	4—6 ob. Boden				nach 7—8 Tagen fleckig; nach 13 Tagen Beginn des Dorrens; nach 16 Tagen dürr.
Kontrollblätter (A-L)							nach 3 Tagen dürr.
							Deutliches Welken ist nirgends zu beobachten.

[1]) Ist ein stengelständiges Blatt; die anderen sind grundständig.

Papaveraceae.

	Länge der abgetöt. Pflanze	Länge der abgetöt. Strecke	Lage derselben über dem Boden	Blattverhältnisse	Standort	Zeit der Versuche	Kontrolle und Bemerkungen
Tabelle 33. *Papaver rhoeas*							
Zahl der Versuche: 3	60	3	20—23	reich beblättert	nachmittags schattig	5. 7.	nach 8 Tagen welk; nach 17 Tagen dürr, untere Blätter mehr als obere.
	58	15	10—25	9 Blätter			nach 5 Tagen welk; nach 13 Tagen dürr.
Kontrollpflanzen							nach 2 Tagen stark welk; nach 6 Tagen dürr.
							Das Welken beginnt an den unteren Blättern.
Tabelle 34. *Papaver somnifer.*	88	5 (A-L)	1—6	reich beblättert	nachmittags schattig	4. 7.	nach 10 Tagen unterstes Blatt gefleckt, obere Blätter frisch; nach 13 Tagen dürr.
	80	36 (A-L)	2—38				nach 11 Tagen welk; nach 12 Tagen untere Blätter gelb, obere welk.
Zahl der Versuche: 21	55	12 (A-L)	3—15	Blätter kleiner u. weniger zahlreich			nach 10 Tagen welk; nach 13 Tagen dürr.
	35[1]	4 (A-L)	2—6				nach 5 Tagen welk; nach 13 Tagen dürr.
	80	30 (A-L)	2—32	wie die beiden ersten			nach 5 Tagen welk; nach 9—10 Tagen dürr.
Kontrollpflanzen, jüngere u. ältere (A-L)							die jüngeren Kontrollpflanzen welken rascher als die älteren, beide aber schon 1 Tag nach dem Abschneiden sichtbar welk; dürr nach 9—10 Tgn.
							Entfernen der Blätter, sowie Biegen der Pflanzenstengel ist auf das Welken ohne Einfluß.

[1]) Ist eine jüngere Pflanze.

Tabelle 35. *Chelidonium majus*	Länge der abgetöt. Pflanze	Länge der abgetöt. Strecke	Lage derselben über dem Boden	Blattverhältnisse	Standort	Zeit der Versuche	Kontrolle und Bemerkungen
Zahl der Versuche: 10	70	3 (A-L)	28—31	5	schattig	6. 7.	nach 10 Tagen unterstes Blatt welk, die andern hellgrün; nach 13 Tagen alle Blätter welk; nach 22 Tagen dürr.
	60	17 (A-L)	10—26	7			nach 3 Tagen Blätter hell gefärbt; nach 15 Tagen dürr; nach ca. 8 Tagen haben die Blätter ein derbes Aussehen, ohne dürr oder welk zu sein.
	60	17	10—27	7			nach 3 Tagen fast unverändert, sonst wie vorige.
Kontrollpflanzen (A-L)							nach 7 Tagen welk; nach 12 Tagen dürr. Knickung ist ohne Einfluß auf das Welken.

Fumariaceae.

Tabelle 36. *Fumaria officinalis*	Länge des abgetöt. Zweigs	Länge der abgetöt. Strecke	Lage derselben über der Basis des Zweiges	Blattverhältnisse	Standort	Zeit der Versuche	Kontrolle und Bemerkungen
Zahl der Versuche: 5	32	6 (A-L)	6—12	reich beblättert	sonnig	17. 8.	nach 6 Tagen welk; nach 9 Tagen dürr.
	31	16 (A-L)	1—17				nach 3 Tagen welk; nach 6—7 Tagen dürr.
Kontrollpflanzen (A-L)							nach 1 Tag welk; nach 2 Tagen dürr.
							Nach dem Abtöten sind die Blätter deutlich welk, erholen sich aber wieder rasch.

Cruciferae.

	Länge d. abgetöteten Objekt.	Länge d. abgetöteten Strecke	Lage derselben über dem Boden	Blattverhältnisse	Standort	Zeit der Versuche	Kontrolle und Bemerkungen
Tabelle 37. *Cardamine pratensis.*				Zahl			
Zahl der Versuche: 5	39	7 (A-L)	3—10	7	vormittags schattig, sonst warm und sonnig	21. 5.	nach 6 Tagen welk, zum Teil dürr.
	34	7 (A-L)	2—10	5			nach 8 Tagen welk und rot angelaufen.
	30	10 (A-L)	6—16	5			nach 6 Tagen dürr.
Kontrollpflanzen (A-L)							nach 2 Tagen welk; nach 4 Tagen dürr. Nach 8 Tagen mußten die Versuche abgebrochen werden.
Tabelle 38. *Alliaria officinalis.*	73	10 (A-L)	2—12	Zahl 18	mittags der Sonne ausgesetzt, sonst schattig	19. 6. nachm.	nach 5 Tagen welk, unten mehr als oben; nach 16 Tagen dürr.
Zahl der Versuche: 6	90	4 (A-L)	12—16	21			nach 5 Tagen welk, nach 16 Tagen untere Blätter dürr, obere stark welk.
Kontrollpflanzen (A-L)							nach 1—2 Tagen welk; nach 4 Tagen dürr. Unmittelbar nach dem Abtöten waren die Blätter sehr stark welk, erholten sich aber wieder über Nacht.
Tabelle 39. *Capsella bursa pastoris.*	31	2,5 (A-L)	4—6,5	4	sonnig und trocken	4. 6. nachm.	nach 6 Tagen welk; nach 11 Tagen Blätter gelb und dürr, auch einige Früchtchen, jedoch die Großzahl derselben noch grün.
	29	2,5	3—5,5	4			} wie vorige.
Zahl der Versuche: 7	42	5 (A-L)	3—8	6			} wie vorige.
Kontrollpflanzen							nach 1 Tage welk; nach 2 Tagen dürr; die Früchtchen ausgenommen. Das Welken der oberen und unteren Blätter erfolgt zur gleichen Zeit. Im Dorren erscheint die Differenz der Versuchszonen erkennbar.

	Länge d. Versuchsobjekte	Länge der abgetöt. Strecke	Lage derselben über dem Boden	Blattverhältnisse	Standort	Zeit der Versuche	Kontrolle und Bemerkungen
Tabelle 40. *Raphanus sativus.*							
Zahl der Versuche: 6	Läng.d. Pflanze						
Versuche mit Blütenstielen	55 53	3,5 (A-L) 3	43—46,5 33—36		sonnig	1. 7.	nach 14 Tagen welk; nach 18 Tagen dürr.
Kontrollzweige m. Blüten, ohne Blätter (A-L)							Am 3. Tage nach Versuch welk.
Versuche mit Blättern	51 51	2 (A-L) 2	13—15 9—11				Am 5. Tage welk und heller gefärbt als unversehrte Objekte; nach 11 Tagen dürr.
Kontrollblätter (A-L)							Am 2. Tage nach Versuch welk; nach 5 Tagen dürr. Der Wassermangel zeigt sich am ganzen Blatt gleichzeitig.
Tabelle 41. *Cochlearia armoracia.*	Läng.d. Blattst.			Länge des Blattes			
	20	10 (A-L)	10—20	45	sonnig	27. 7.	nach 4 Tagen welk; nach 6 Tagen dürr.
	35	30	3—33	40			nach 3 Tagen welk; nach 6 Tagen dürr.
Zahl der Versuche: 10	32	5	5—10	35			nach 5 Tagen welk; nach 8 Tagen dürr.
Kontrollblätter (A-L)							nach 2 Tagen welk; nach 3–4 Tagen dürr.
Tabelle 42. *Brassica oleracea.*	15	12	1—13	33 : 30	sonnig	30. 7.	nach 8 Tagen welk; nach 13 Tagen dürr.
	12	2	5—7	22 : 25			nach 11 Tagen welk; nach 16 Tagen dürr.
Zahl der Versuche: 5	14	12 (A-L)	1—13	21 : 30			nach 8 Tagen welk; nach 13—14 Tagen dürr.
Kontrollblätter (A-L)							nach $1/2$ Tag welk; nach 6 Tagen dürr. Die Wassersekretion an Blättern, deren Stiele getötet wurden, ist 1–2 Tage noch zu beobachten.

Saxifragaceae.

	Länge des Astes	Länge der abgetöt. Strecke	Lage derselben über der Verzweigung.	Blattzahl	Standort	Zeit der Versuche	Kontrolle und Bemerkungen
Tabelle 43. *Philadelphus coronarius.*							
Zahl der Versuche: 3	100	30	0	78	sonnig	8. 8. vorm.	infolge eines kleinen Bruches schon am gleichen Nachmittag welk; nach 3 Tagen dürr.
	90	6	15—21	69			nach 11 Tagen welk; nach 14 Tagen dürr.
Kontrollast (A-L)							nach 3 Tagen dürr.
	Länge d. Blattstiele						
Tabelle 44. *Ribes rubrum.*	7	7 (A-L)		großes Blatt	sonnig	10. 8.	nach 8 Tagen dürr. } Welken ist nicht zu beobachten
Zahl der Versuche: 10	8	8		"			nach 9 Tagen dürr. } Welken ist nicht zu beobachten
	7	5		"			nach 11 Tagen dürr.
Kontrollblätter (A-L)							nach 2 Tagen dürr.
Tabelle 45.	5	2	2—4	großes Blatt	sonnig	10. 8.	nach 8 Tagen hellgrün; nach 15 Tagen dürr.
Ribes nigrum.	5	5		"			nach 11 Tagen dürr.
Zahl der Versuche: 8	5	5 (A-L)		"			wie vorige.
Kontrollblätter (A-L)							nach 3—4 Tagen dürr.

Rosaceae.

	Länge der abgetöt. Aeste	Länge der abgetöt. Strecke	Lage derselben oberhalb der Verzweigung	Blattverhältnisse	Standort	Zeit der Versuche	Kontrolle und Bemerkungen
Tabelle 46. *Spiraea Thunbergii.*	105	13	50-63	stark belaubt in der Zone v. 80-100 cm ob. Astbasis	nachmittags schattig	18. 5. nachm.	nach 14 Tagen welk.
Zahl der Versuche: 8	110	13	52—65				nach 9 Tagen welk; nach 14—16 Tagen dürr.[1]
	73	20	2—22	reich belaubt und ziemlich gleichstark			nach 9 Tagen welk; nach 14 Tagen gelb.
	75	9	11—20				nach 11 Tagen welk; nach 14 Tagen gelb.
Kontrolläste (A-L)							nach 3 Tagen welk; nach 4-5 Tagen dürr. Das Welken beginnt an den Spitzen der Zweige und der Blätter. Die Blüten welken zuerst.
Tabelle 47.	Länge d. Blattstiele						
Filipendula lobata Maxim.	33	25	4—29	große Blätter. Alle gleichartig	schattig	23. 7. vorm.	nach 5 Tagen am Rande dürr; nach 12 Tagen dürr und braun.
	31	25 (A-L)	4—29				nach 5 Tagen am Rande dürr; nach 12 Tagen größtenteils dürr und braun.
Zahl der Versuche: 10	31	3	3—6				nach 5 Tagen welk; nach 18 Tagen dürr.
Kontrollblätter (A-L)							nach 4—5 Tagen am Rande dürr; nach 7 Tagen dürr.
Tabelle 48. *Fragaria vesca.*	24	17 (A-L)	über d. Boden 3-21	ziemlich groß	nachmittags sonnig; am Morgen schattig	27. 7.	nach 6 Tagen sind 2 Teilblättchen am Rande dürr.
Zahl der Versuche: 23	23	4 (A-L)	15—19	„			nach 12—13 Tagen beginnt das Blatt zu dorren.
Vers. m. einz. Blättern.	22	3	12—15	„			nach 15 Tagen fleckig und am Rande dürr.
Kontrollblätter (A-L)							nach 2 Tagen fast dürr.

[1]) Der erste Versuchsast trägt 10 unverletzte Seitenzweige, währ. der zweite keine solchen aufweist. Die Blattzahl ist trotzdem bei beid. gleichgroß.

Tabelle 48. Fortsetzung.	Länge des Ausläufers	Länge der abgetöt. Strecke	Lage derselben über dem Boden	Blattverhältnisse	Standort	Zeit der Versuche	Kontrolle und Bemerkungen
Fragaria vesca.	62	37 (A-L)	3—40	3 Blätter	sonnig	10. 8.	nach 9 Tagen dürr.
	68	36	4—40	3 „			(nach 9 Tagen dürr.)
	65	4 (A-L)	15—19	3 „			nach 12 Tagen fleckig; nach 15—17 Tagen dürr.
Kontrollpflanzen (A-L)							nach 3—4 Tagen dürr. Welken ist nicht deutlich.
Tabelle 49.	Länge des Astes		ob. Astbasis	Blattzahl			
Spiraea japonica.	110	58	2—60	38	halbschattig	8. 8.	nach 3 Tagen halb dürr; nach 7 Tagen vollständig dürr.
Zahl der Versuche: 4	140	7	60—67	42			nach 11 Tagen Blätter spiralig aufgerollt; nach 14 Tagen dürr.
Kontrolläste (A-L)							nach 3 Tagen dürr. Die Blüten welken zuerst. An den Blättern ist das Welken undeutlich.
Tabelle 50.							
Spiraea Douglasii.	140	70	30—110	gleichstark und reich beblättert	halbschattig	8. 8.	nach 11 Tagen die Hälfte aller Blätter dürr.
	125	4	40—44	(gleichstark und reich beblättert)			nach 7 Tagen die Blätter eingerollt; nach 11 Tagen an den Blattspitzen dürr.
Zahl der Versuche: 3							Die Blüten welken zuerst.
Kontrollast (A-L)							nach 3 Tagen dürr.

Tabelle 51. *Rubus idaeus.*	Länge des Ausläufers	Länge der abgetöt. Strecke	Lage derselben über dem Boden	Blattverhältnisse	Standort	Zeit der Versuche	Kontrolle und Bemerkungen
Zahl der Versuche: 6	143	15 (A-L)	10—25			28. 6. nachm.	nach 6 Tagen ist die Spitze bis oberste abgetötete Strecke welk; nach 8 Tagen beginnt sie zu dorren.
		15 (A-L)	75—90				die Partie zwischen den beiden abgetöteten Strecken ist bis zum 8. 7. frisch; am 9. 7. welk, also nach 12 Tagen; nach 14 Tagen beginnt sie zu dorren.
	120	10 (A-L)	20 – 30				am 9. 7. noch frisch; nachher ist der Versuch außer Kontrolle gesetzt.
Kontrollpflanzen(A-L)							nach 3 Tagen welk; nach 5—6 Tagen dürr.

Tabelle 52. *Geum urbanum.*	Länge der Blattstiele	Länge der abgetöt. Strecke	Lage derselben über dem Boden	Blattfläche	Standort	Zeit der Versuche	
Zahl der Versuche: 10	8	7 (A-L)	1—8	4 : 6	schattig	5. 8.	nach 3 Tagen welk, nach 12 Tagen halb dürr.
	13	10 (A-L)	2—12	4 : 6			nach 3 Tagen welk; nach 12 Tagen Beginn des Dorrens.
	18	2 (A-L)	1—3	5 : 7			nach 14 Tagen welk; nach ca. 18 Tagen dürr.
Kontrollblätter (A-L)							nach 1 Tag welk; nach 3 Tagen dürr.

	Länge der Blattstiele	Abgetötete Strecke	Lage derselben über der Verzweigung	Blattfläche	Standort	Zeit der Versuche	Kontrolle und Bemerkungen
Tabelle 53. *Aruncus silvester.*							
Zahl der Versuche: 4	19	17	1—18	48 cm lang	sonnig	10. 8.	nach 9 Tagen dürr.
	17	3	1—4	46 cm lang			nach 14 Tagen dürr.
Kontrollblätter (A-L)							nach 2 Tagen welk; nach 5 Tagen dürr.
							Bei den abgetöteten Pflanzen tritt ohne vorheriges Welken der Zustand der Dürre ein.
Tabelle 54. *Alchimilla alpestris*							
Versuche mit Wasserdampf.	6	5		große Blätter	ziemlich feucht	23. 9.	nach 3—4 Tagen ist die Blattunterseite rötlich gefärbt. Die Rotfärbung geht dann allmählich (6—8 Tage) in Braun über; nach 16 Tagen sind die Blätter dürr.
Zahl derselben: 4	5	4					
Versuche mit Parenchymentfernung. Zahl der Versuche: 3	4	2,5 (A-L)		große Blätter			nach 8 Tagen braun und dürr; die Rotfärbung ist vorhanden, aber weniger intensiv.
Kontrollblätter (A-L)							nach 1 Tag dürr.
Tabelle 55.			über dem Blattstielgrund				
Alchimilla coriacea.	8	6 (A-L)		große Blätter	schattig	23. 9.	nach 6 Tagen dürr; Unterseite d. Bl. stark rot. nach 4 Tagen beide welk.
4 Versuche mit Parenchymentfernung.	8,5	1 (A-L)	3—4				nach 14 Tagen dürr.
Kontrollpflanzen (A-L)							nach 4 Tagen dürr.
							1 Tag nach Versuch sind die Blätter deutlich gefächert.

Tabelle 56. *Alchimilla pubescens.*	Länge der Blattstiele	Abgetötete Strecke	Lage derselben über der Verzweigung	Blattfläche	Standort	Zeit der Versuche	Kontrolle und Bemerkungen
Versuche mit Wasserdampf.	8	2 (A-L)	3—4	ziemlich große Blätter	etwas schattig	23. 9.	nach 4 Tagen welk; nach 14—16 Tagen dürr.
Anzahl derselben: 3	6	5 (A-L)					nach 4 Tagen dürr.
Kontrollblätter (A-L)							nach 1 Tag dürr.

Papilionaceae.

Tabelle 57. *Trifolium pratense.*	Länge d. Versuchsobjekte	Länge der abgetöt. Strecke	Lage derselben über dem Boden	Blattverhältnisse	Standort	Zeit der Versuche	Kontrolle und Bemerkungen
				Zahl			
Zahl der Versuche; 6	35	17 (A-L)	1—18	5	schattig, aber warm	23. 5.	nach 8 Tagen Spitze welk; nach 16 Tagen dürr.
	30	13 (A-L)	5—18	5			nach 14—16 Tagen welk, aber nicht dürr.
	31	13	4—17	5			Das Welken beginnt an dem apikalen Sproßende. Die Blüten welken zuerst.
Kontrollpflanzen (A-L)							nach 7 Tagen dürr.

Tabelle 58. *Pisum sativum.*	196	27 (A-L)	30—57	12	sonnig	5. 7.	nach 9 Tagen etwas heller gefärbt als unversehrte Blätter; nach 12 Tagen unterste Blätter dürr und gelb, mittlere welk, oberste turgescent; nach 17 Tagen ganz dürr.
Zahl der Versuche: 4	214	3 (A-L)	47—50	12			nach 12 Tagen beginnen die unteren Blätter zu welken, die meisten sind noch turgescent; nach 17 Tagen gelb und dürr.
Kontrollpflanzen (A-L)							Die Spitze mit den obersten Blättern ist bereits nach $^3/_4$ Stunden welk; nach 6 Tagen sind die unteren Blätter gelb und dürr, die oberen welk, aber noch grün; nach 9 Tagen dürr.
Tabelle 59. *Trifolium badium.*	Pflanze 12	2	2	Blattzahl 7	etwas schattig	24. 9.	nach 13 Tagen welk; nach 17 Tagen dürr.
Zahl der Versuche: 3	Blattst. 5	4		Blattfläche mittelgroß			nach 3 Tagen dürr.
Kontrollobjekte (A-L)							nach 2 Tagen ganze Pflanzensprosse welk; einzelne Blätter fast dürr; nach 3 Tagen alle dürr.
Tabelle 60. *Phaseolus multifl.*	Blatt-stiele		über der Blattstielbasis				
Anzahl d. Versuche: 10	9 11	9 (A-L) 10		große Blätter	sonnig	24. 7.	nach 6 Tagen welk; nach 11 Tagen dürr.
Versuche mit Wasserdampf	12	2 (A-L)	5—7				nach 9 Tagen welk; nach 11 Tagen dürr.
Kontrollblätter (A-L)							nach 2 Tagen welk; nach 6 Tagen dürr.
Versuche mit Xylol	23	10 (B-w)	3—13	Zahl 7	Laborator.-Versuche	17. 2.	nach 2 Tagen welk; nach 4 Tagen dürr.
Kontrollpflanze (A-L)	26	10 (B-w)	2—12	9			nach $^1/_2$ Tag welk; nach 1—2 Tagen dürr.

Geraniaceae.

	Länge d. Versuchspflanze	Länge der abgetöt. Strecke	Lage derselben über dem Boden	Blattverhältnisse	Standort	Zeit der Versuche	Kontrolle und Bemerkungen
Tabelle 61. *Geranium robertianum.*				Zahl			
Zahl der Versuche: 5	40	8 (A-L)	22—30	7	schattig, aber trocken	28. 6. nachm.	nach 9 Tagen welk; nach 11 Tagen dürr.
	50	8	13—21	8			nach 8 Tagen welk; nach 11 Tagen dürr.
	58	5 (A-L)	26—31	7			nach 8 Tagen unbedeutend welk; nach 11—12 Tagen dürr.
Kontrollpflanzen (A-L)							nach $1/4$ Stunde welk; nach 7 oder 8 Tagen dürr. Die abgetöteten Pflanzen sind unmittelbar nach dem Abtöten ganz welk, erholen sich aber wieder und bleiben 8—9 Tage turgescent, um dann endgültig zu welken.
Tabelle 62. *Geranium dissectum.*	69	27 (A-L)	10—37	15	halbschattig	6. 7. abends	nach 7 Tagen färben sich die Blätter gelblich; nach 9 Tagen sind sie welk; nach 15 Tagen dürr.
	70	32	13—45	15			nach 7 Tagen welk; nach 14 Tagen dürr.
Zahl der Versuche: 6	74	3 (A-L)	35—38	16			nach 9 Tagen welk; nach 14 Tagen untere Blätter fast dürr, obere welk und karminrot, besonders am Rand.
Kontrollpflanzen (A-L)							nach 3 Tagen untere Blätter dürr, die mittleren welk, ganz an der Spitze noch frisch; nach 5 Tagen dürr.

Tabelle 63.	Blattstiele						
Geranium silvaticum.	17	11 (A-L)	2—13	große gesunde Blätter	halbschattig und feucht	19. 9.	nach 5 Tagen fleckig; nach 9 Tagen am Rande dürr; nach 11 Tagen vollständig dürr.
	14	2 (A-L)	7—9				nach 9 Tagen sind die Blätter rotgefärbt, die Blattnerven ausgenommen, welche grün bleiben; nach 11—12 Tagen fast dürr.
Zahl der Versuche: 5							
Kontrollblätter (A-L)							nach 2 Tagen dürr.
							Deutliches Welken ist nicht zu beobachten.
Tabelle 64.							
Pelargonium zonale.	10	8	1—9	großes älteres Blatt	Zimmerpflanzen	13. 3.	nach 7 Tagen welk; nach 9 Tagen dürr.
Zahl der Versuche: 10	10	4	2—6	Blätter gleicher Größe und gleichen Alters			nach 10 Tagen welk; nach 13 Tagen beginnt zu dorren.
Versuche mit Blattstielen	9	8	0—8				nach 18 Tagen rotgefärbt; nach 25 Tagen dürr.
							nach 9 Tagen welk; nach 15 Tagen dürr.
			ob. Verzweig.				
Versuche mit Blütenschäften	14	3	6—10	7 Blütenknospen	„		nach 7 Tagen welk; nach 12 Tagen dürr.
							Zuerst welken die Hochblätter, dann die Blüten.
Kontrollblätter (B-w.)							nach 4 Tagen welk; nach 18—20 Tagen dürr.
Kontrollblüten (B-w.)							nach 3 Tagen welk: nach 7 Tagen dürr.

Tropaeolaceae.

Tabelle 65. *Tropaeolum majus.*	Länge der Blattstiele	Länge der abgetöt. Strecke	Lage derselben über der Blattstielbasis	Blattfläche	Standort	Zeit der Versuche	Kontrolle und Bemerkungen
Zahl der Versuche: 10	25	7 (A-L)	10—17	mittelgroße Blätter	schattig, nur am Morgen kurze Zeit der Sonne ausgesetzt	8. 8.	nach 11 Tagen welk; nach 13 Tagen dürr.
Versuche mit Wasserdampf	29	22 (A-L)	2—24				nach 3 Tagen welk; nach 11 Tagen dürr.
	29	21	2—23				wie vorige.
							Die abgetöteten Blattstiele schrumpfen sehr rasch zusammen.
Versuche mit Xylol	25	6			Topfpflanzen, im Zimmer gehalten	6. 7.	nach 4 Tagen welk; nach 7 Tagen dürr.
	31	20					nach 2 Tagen welk; nach 4—5 Tagen dürr.
Kontrollpflanzen für die Versuche mit Wasserdampf (A-L)							nach 2 Tagen welk; nach 7 Tagen dürr.

Oxalidaceae.

Tabelle 66. *Oxalis acetosella.*		Zeit der Versuche	Kontrolle und Bemerkungen
Zahl der Versuche: 12 Versuche mit Äther.	Eine Anzahl von Blattstielen wird auf kurze Strecke mit Äther abgetötet. Die Versuchspflänzchen sind alle gleichartig beschaffen. Der Standort ist feucht und schattig.	21. 9. vorm.	Sofort nach dem Versuch nehmen die Blättchen Schlafstellung ein, welche bis zum Abend innegehalten wird. Am andern Morgen sind sie wie normale Pflanzen anzusehen. Nach 4 Tagen tritt gelbe Färbung und Welken ein.
	Eine andere Partie wird mit bloßem Pinsel, ohne Äther, behandelt, um allfällige, schädliche Einflüsse mechanischer Natur zu kontrollieren.		Sofort nach dem Versuch Schlafstellung. Vom andern Tage an verhalten sie sich ganz normal und bleiben immer frisch. Knickung ist ohne Bedeutung für das Welken.
	Eine dritte Partie wird abgeschnitten und die Schnittfläche der Stiele mit A-L verklebt.		Die Schlafstellung tritt im Vergleich zu den vorigen Versuchen viel langsamer ein (erst nach 10—15 Minuten nach dem Abschneiden); 1 Tag nach dem Abschneiden welk.
Versuche mit Xylol. Zahl derselben: 4.	Eine Partie von 4 Pflänzchen wird auf 3 cm Länge mit Xylol behandelt. Der Versuch wird an Topfpflanzen im Zimmer ausgeführt.	11. 4.	Die Schlafstellung unmittelbar nach Versuch habe ich nicht beobachtet. Nach 2 Tagen sind die Blättchen welk; nach 3 Tagen dürr. Die Topferde wurde stets ziemlich feucht gehalten. Kontrollpflanzen einige Stunden nach dem Abschneiden welk.

Euphorbiaceae.

Tabelle 67. *Euphorbia peplus.*	Länge d. Versuchspflanze	Länge der abgetöt. Strecke	Lage derselben über dem Boden	Blattverhältnisse	Standort	Zeit der Versuche	Kontrolle und Bemerkungen
Zahl der Versuche: 6	12	3 (A-L)	1—4	zieml. gleichartig u. reich belaubt	sonnig	10. 8.	nach 8 Tagen welk; nach 10 Tagen dürr.
	12	9 (A-L)	1—10				nach 6 Tagen welk; nach 11—12 Tagen dürr.
Kontrollpflanzen (A-L)							nach 1—2 Tagen welk; nach 4 Tagen dürr.

Vitaceae.

Tabelle 68. *Vitis vinifera.*	Länge des Blattstieles	Länge der abgetöt. Strecke	Lage derselben über dem Blattstielgrund	Blattverhältnisse	Standort	Zeit der Versuche	Kontrolle und Bemerkungen
Zahl der Versuche: 8	14	3 (A-L)	6—9	gleichbeschaffene große Blätter	sehr sonnig und warm	17. 8.	nach 5 Tagen dürr.
	10	5 (A-L)	4—9				nach 5 Tagen dürr; einige kleine Flecken von gelbroter Farbe.
	11	10 (A-L)	0—10				nach 9 Tagen in der Mitte des Blattes große gelbe Flecken, die übrige Fläche grün.
Kontrollblätter (A-L)							nach 2 Tagen dürr.
							Deutliches Welken ist nicht bemerkbar. Knicken der Blattstiele ist für das Welken ohne Bedeutung.

Tabelle 69. *Ampelopsis quinquefolia.*	20	18	1 19	gleichartige, große Blätter	sonnig	5. 8.	nach 6 Tagen welk; nach 15 Tagen fast dürr.
Versuche mit Blattstielen	24	3	15—18				nach 16 Tagen welk; 2 Tage vorher hatte ein Teilblättchen karminrote Färbung angenommen.
Anzahl derselben: 7	19	8	8—16				nach 14—15 Tagen welk.
Kontrollblätter (A-L)							nach 2 Tagen welk; nach 10 Tagen dürr.
	Länge d. Äste		Lage derselben unter d. Spitze				
Versuche mit Ästen	98	17	11—28	circa 6 Blätter im Entfalten begriffen	mittags schattig, sonst der Sonne ausgesetzt	9. 5.	nach 11 Tagen sind die jungen Blättchen deutlich welk.
Zahl der Versuche: 10	105	18	70—88	wie vorige			nach 21 Tagen sind die jungen Blätter welk; nach 24 Tagen dürr.
	75	30	17—47	wie vorige			nach 1 Tag welk an dem apikalen Ende des Sprosses; nach 3 Tagen dürr.
	260	30	80—110	6 große, 1—3 cm lange Knospen			nach 2 Tagen Spitze welk; nach 7 Tagen dürr.
Kontrolläste (A-L)							nach 2—3 Tagen welk; nach 5 Tagen dürr.

Malvaceae.

Tabelle 70. *Malva neglecta.*	Länge d. Versuchsobjekte	Länge der abgetöt. Strecke	Lage derselben über dem Boden	Blattverhältnisse	Standort	Zeit der Versuche	Kontrolle und Bemerkungen
Zahl der Versuche: 36				Zahl			
Versuche mit ganzen Sprossen; Wasserdampf.	35	14 (A-L)	10 24	8	sonnig	11. 7. vorm.	nach 5 Tagen ist das unterste Blatt welk; nach 11 Tagen dürr, nur die ganz jüngsten Blättchen noch wasserhaltig.
	35	2 (A-L)	19—21	8			nach 11—12 Tagen welk; nach 16 Tagen dürr.
Kontrollzweige (A-L)							nach 9 Stunden schon z. T. welk; nach 3 Tagen dürr.

Versuche mit Blattstielen; Wasserdampf	Länge d. Versuchsobjekte	Länge der abgetöt. Strecke	Lage derselben über dem Blattstielgrund	Blattverhältnisse	Standort	Zeit der Versuche	Kontrolle und Bemerkungen
	13	3 (A-L)	2—5	Gleichartige große Blätter	sonnig	11. 7. vorm. und 14. 7. abends	nach 3 Tagen welk; nach 6 Tagen dürr.
	16	11	2—13				nach 1 Tag welk; nach 4—5 Tagen dürr.
	15	9—10 (A-L)	2—12				nach 1 Tag welk, nach 4 Tagen dürr.
Kontrollblätter (A-L)							nach 6—9 Stunden welk; unmittelbar nach dem Abschneiden vollständig frisch.
Versuche an Blattstielen mit Äther	10	2	5—7	mittelgroße Blätter	sonnig	18. 7.	nach 10 Minuten welk; nach 2 Tagen dürr.
	12	4	6—10				
Versuche an Blattstielen mit Xylol.	16	4	8—12	kleinere Blätter	sonnig	24. 4.	nach 15 Minuten welk; erholen sich nicht mehr.
	13	2	5—7				
	8	2	3—5				
Kontrollblätter (A-L)							nach 1/2 Tag welk; nach 1—2 Tagen dürr.
							Unmittelbar nach dem Abtöten sowohl mit Wasserdampf, Äther und Xylol sind die Blätter stark welk; im ersten Fall erholen sie sich bald wieder — wenigstens über Nacht —, so daß am 12. 7. alle turgescent aussahen. Knickung der Blattstiele ist ohne Bedeutung für das Welken.

Hypericaceae.

Tabelle 71.	Länge der abgetöt. Pflanze	Länge der abgetöt. Strecke	Lage derselben über dem Boden	Blattzahl	Standort	Zeit der Versuche	Kontrolle und Bemerkungen
Hypericum patulum	83	12 (A-L)	19—31	20	sonnig	12. 7. nachm.	welk nach 23 Tagen; nach 26 Tagen dürr. Am 4. 8. sind alle Blätter vollständig turgescent; am 5. 8. stark welk.
Zahl der Versuche: 8	80	13	16—29	18			ganz wie vorige.
	75	1,5 (A-L)	10—11,5	18			nach 26 Tagen etwas heller gefärbt als die anderen Pflanzen, aber noch turgescent; nach 30 Tagen welk; nach 34 Tagen beginnen die Blätter zu dorren.
	78	17	10—27	12			wie die erste Pflanze.
Kontrollpflanzen (A-L)							nach 1 Tag obere Blätter stark welk, untere weniger; nach 4 Tagen dürr und braun, die Spitze ausgenommen, welche noch grün ist. Das Welken beginnt unten und schreitet rasch nach oben fort. Da beim Abtöten auf längere Strecken mehrere Blätter entfernt werden mußten, wurden Kontrollversuche auf Blattentfernung angestellt. Diese waren aber ohne Bedeutung.
Zahl der Versuche: 6	28	6	3—9	10	wie vorige	19. 5.	nach 10 Tagen untere 4 Blätter welk; obere nach 12 Tagen. Ebenso der Versuch mit A-L-Verkleidung und einer Zone von 6 cm, mit 10 Blättern.
	30	3	3—6	10			nach 10 Tagen Beginn des Welkens an den unteren Blättern.
	26	1	3—4	8			nach 15—16 Tagen welk an den unteren Blättern.
Kontrollpflanzen (A-L)							1/2 Tag nach dem Abschneiden welk. Noch am 6. Tage nach dem Abtöten zeigten die jüngsten Blätter sehr schön die Tropfenabscheidung. Die Stengel waren vom 3. Tage an an den toten Strecken braun und zusammengefallen.

Cistaceae.

Tabelle 72. *Helianthemum vulgare*	Länge d. Versuchspflanze	Länge der abgetöt. Strecke	Lage derselben über dem Boden	Blattzahl	Standort	Zeit der Versuche	Kontrolle und Bemerkungen
Zahl der Versuche: 5	17	10 (A-L)	2—12	6 Blätter	Bergwiese, schattig	24. 9.	nach 3 Tagen welk; nach 13 Tagen dürr.
	18	2 (A-L)	4—6	wie vorige			nach 4 Tagen welk, ausgenommen die obersten Blättchen. Auch die Spitzen der Listenzweige sind noch frisch. Nach 15—17 Tagen dürr.
Kontrollpflanzen (A-L)							nach 1 Tag welk; nach 3 Tagen dürr.

Violaceae.

Tabelle 73. *Viola odorata.*	Länge d. Versuchspflanze	Länge der abgetöt. Strecke	Lage derselben über dem Boden	Blattfläche	Standort	Zeit der Versuche	Kontrolle und Bemerkungen
Zahl der Versuche: 5	12	4	5—9	mittelgroße, gleichartige Blätter	schattig	31. 5.	nach 10 Tagen welk, unbedeutend.
	12	6	3—9				am 10. Tage nach dem Abtöten welk.
	13	3	8—11				am 10. Tage nach dem Abtöten noch frisch.
							am 11. Tage nach dem Abtöten mußten die Versuche abgebrochen werden.
Kontrollblätter (A-L)							nach 1 Tag welk; nach 6 Tagen dürr.

Begoniaceae.

Tabelle 74. *Begonia hybrida.*	Länge des Blattstieles	Länge der abgetöt. Strecke	Lage derselben über der Blattstielbasis	Blattfläche	Standort	Zeit der Versuche	Kontrolle und Bemerkungen
Zahl der Versuche: 14	4	4		4 : 4	Topfpflanze, im Zimmer gehalten	31. 1.	nach 5 Tagen welk; nach 26–30 Tagen dürr.
	4,5	1,5	2—3,5	4 : 4			nach 6–7 Tagen welk; nach 30—35 Tagen dürr.
Kontrollblätter (A-L)							nach 2 Tagen welk; nach 3 Wochen dürr.

Onagraceae.

Tabelle 75. *Epilobium montanum.*	Länge der abgetöt. Pflanze	Länge der abgetöt. Strecke	Lage derselben über dem Boden	Blattzahl	Standort	Zeit der Versuche	Kontrolle und Bemerkungen
Zahl der Versuche: 5	50	12 (A-L)	3—15	60	schattig	12. 7.	nach 5 Tagen welk; nach 7 Tagen dürr.
	50	1—2 (A-L)	2—4	62			nach 7 Tagen welk.
	70	12	3–15	65			nach 5—6 Tagen welk; nach 7 Tagen dürr.
Kontrollpflanzen (A-L)							nach 2 Tagen welk; nach 4 Tagen dürr.

Tabelle 76. *Onothera biennis.*	Länge der abgetöt. Pflanze	Länge der abgetöt. Strecke	Lage derselben über dem Boden	Blattzahl	Standort	Zeit der Versuche	Kontrolle und Bemerkungen
Zahl der Versuche: 5	83	20 (A-L)	4—24	gleichmäßig reich beblättert	sonnig	11. 7.	nach 5 Tagen die untersten Blätter rot, aber turgescent; nach 9 Tagen beginnt die Pflanze zu welken; nach 12 Tagen einige Blätter an den Spitzen dürr; nach 17 Tagen vollständig dürr.
	90	2	22—24				nach 16 Tagen welk, nach 18 Tagen untere Blätter bereits dürr.
	84	20	3—23				nach 5—9 Tagen welk, unterste Blätter rot; nach 11 Tagen untere Blätter dürr, oberste noch turgescent; nach 17 Tagen dürr und braun, die obersten Blättchen welk.
Kontrollpflanzen (A-L)							nach 2 Tagen stark welk; nach 6—7 Tagen vollständig dürr.

Tabelle 77. *Circaea lutetiana.*	Länge des Blattstieles						
Zahl der Versuche: 3	4	3,5 (A-L)		große Blätter	sonnig	8. 8.	} nach 1 Tag welk; nach 5 Tagen dürr.
	3	2,5					
Kontrollblätter (A-L)							nach 1 Tag fast dürr.

Umbelliferae.

	Länge der Blattstiele	Länge der abgetöt. Strecke	Lage derselben über der Blattstielbasis	Blattfläche	Standort	Zeit der Versuche	Kontrolle und Bemerkungen
Tabelle 78. *Aegopodium podagraria.*	18	15 (A-L)	1—16	großes Blatt	schattig und etwas feucht	6. 5. vorm.	nach 16 Tagen dürr und leicht rot gefärbt.
Zahl der Versuche: 15	21	8 (A-L)	3—11	"			nach 18—19 Tagen dürr, stärker gefärbt als vorige.
	20	8	4—12	"			wie der erste Versuch.
Kontrollblätter (A-L)							nach 4 Tagen stark welk; nach 7—8 Tagen dürr. Die abgetöteten Pflanzenteile bleiben sehr lange frisch. Welken tritt nicht ein. Bevor die Blätter zu dorren beginnen, wird d. Spitze meist stark rot gefärbt.
Tabelle 79. *Chaerophyllum temulum.*	48	10 (A-L)	10—20	großes Blatt	feucht und schattig	25. 6.	nach 9 Tagen am Rande dürr; nach 11 Tagen vollständig dürr.
	52	28 (A-L)	5—32	"			nach 3 Tagen dürr.
Zahl der Versuche: 10	50	22 (A-L)	6—28	"			nach 9 Tagen dürr.
Kontrollblätter (A-L)	44	11	5—16	"			nach 9—11 Tagen dürr. Große Blätter welken vorher als kleinere. Die Kontrollblätter, welche vorstehenden Versuchen entsprechen, sind nach 3 Tagen dürr.
Tabelle 80. *Aethusa cynapium.*	Läng. d. Pflanze 75	46 (A-L)	1—47	mittelgroße Blätter: Zahl: 6	nachmittags sonnig	10. 8. nachm.	nach 2 Tagen untere Blätter welk; nach 5 Tagen an den oberen Blättern braune Flecken; nach 9 Tagen halb dürr.
Zahl der Versuche: 3	60	4 (A-L)	9—13				nach 9 Tagen, als die Versuche abgebrochen werden mußten, alle Blätter noch frisch.
Kontrollpflanzen (A-L)							nach 2 Tagen stark welk; nach 5 Tagen dürr.

	Länge der Blattstiele	Länge der abgetöt. Strecke	Lage derselben über dem Boden	Blattfläche	Standort	Zeit der Versuche	Kontrolle und Bemerkungen
Tabelle 81. *Heracleum sphondylium.*				Länge in cm			
Zahl der Versuche: 12	45	20 (A-L)	7 – 27	55	vormittags sonnig, nachmitt. schattig	24. 6. vorm.	nach 9 Tagen bedeutend welk, rot gefärbt; nach 13 Tagen dürr.
	25	10 (A-L)	7—17	53			nach 9 Tagen unbedeutend welk; nach 13 Tagen stark welk und beginnt teilweise zu dorren; nach 17 Tagen dürr.
Versuche mit Wasserdampf	33	10 (A-L)	10 - 20	30			wie vorige, etwas früher welk (nach 7 Tagen).
	45	6 (A-L)	20 26	40			nach 9 Tagen welk; nach 17—19 Tagen dürr.
Versuche mit Parenchymentfernung	43	6 (A-L)	20—26	40		24. 6. vorm.	nach 9 Tagen unbedeutend welk, aber sehr stark rot gefärbt; ein Teilblatt, das im Schatten gelegen, ist ganz grün; nach 19 Tagen dürr.
	45	11 (A-L)	20—31	42		27. 6. abends	nach 6 Tagen welk; nach 13 Tagen am Rande dürr.
Kontrollblätter (A-L)							nach 2 Tagen welk; nach 7—8 Tagen dürr.
Tabelle 82. *Anthriscus silvestris.*	47	30 (A-A)	8 – 38	große Blätter	schattig	25. 6.	nach 3 Tagen am Rande dürr; nach 10 Tagen ganze Blattspreite dürr.
	50	30	9—39				
	55	16 (A-L)	5—21				nach 12 Tagen dürr.
Zahl der Versuche: 10	38	20 (A-L)	8—28	kleine, jüngere Blätter			nach 12 Tagen welk und gelblich; nach 14 Tagen dürr.
	50	16 (A-L)	5 – 21				
Kontrollblätter (A-L)							Jüngere und ältere Blätter dorren ziemlich gleichmäßig; nach 2 Tagen fast dürr.

Aristolochiaceae.

Tabelle 83. *Aristolochia sipho.*	Länge des Astes	Länge der abgetöt. Strecke	Lage derselben über der Astbasis	Blattfläche und -zahl	Standort	Zeit der Versuche	Kontrolle und Bemerkungen
Zahl der Versuche: 5	120	30 (A-L)	10—40	6 große Blätter	vormittags schattig; von Mittag bis gegen Abend sonnig	19. 7.	nach 4 Tagen welk; nach 6 Tagen halb dürr.
	118	6 (A-L)	9—17	7 große Blätter			nach 5 Tagen welk; nach 9 Tagen dürr.
	78	6 (A-L)	20—26	4 große und 2 kleine Blätter			nach 5 - 6 Tagen welk; nach 9 Tagen dürr.
Kontrolläste (A-L)							nach 1 Tag stark welk; nach 2 Tagen dürr.

Ericaceae.

Tabelle 84. *Rhododendron hirsutum.*	Länge des Astes	Länge der abgetöt. Strecke	Lage derselben unter der Spitze	Blattzahl	Standort	Zeit der Versuche	Kontrolle und Bemerkungen
Zahl der Versuche: 5	20	10 (A-L)	10—20	16	sonnig, im Steingeröll	23. 9.	Als am 10. X. die Versuche abgebrochen werden mußten, war noch nicht die geringste Veränderung eingetreten. Nicht einmal der Kontrollast zeigte eine Spur des Wassermangels.
	30	5 (A-L)	25—20	18			
	50	20 (A-L)	30—50	26			
Kontrollast (A-L)							

Primulaceae.

Tabelle 85. *Primula elatior.*	Länge der Blattstiele	Länge der abgetöt. Strecke	Lage derselben über der Blattstielbasis	Blattfläche	Standort	Zeit der Versuche	Kontrolle und Bemerkungen
Zahl der Versuche: 10	7	2	2—4		halbschattig und feucht	5. 8.	nach 3 Tagen welk; nach 10 Tagen dürr. Der Unterschied zwischen den Versuchspflanzen mit kurzer und langer Strecke ist unbedeutend.
	7	7					
	6	6 (A-L)					
Kontrollblätter (A-L)							nach 3 Tagen dürr; nach 1—1½ Tagen welk.
Tabelle 86. *Primula obconica.*	12	10 (A-L)	1—11	ca. 8 : 6	Topfpflanze, im Zimmer gehalten	17. 4.	nach 1½ Tagen welk; nach 3 Tagen dürr.
	12	10 (Par.)	1—11	„ 8 : 6			nach etwas weniger als 2 Tagen welk; nach 8 Tagen dürr. Der Unterschied zwischen der ersten, zweiten und vierten Reihe ist gering.
Zahl der Versuche mit Wasserdampf: 16	13	2 (A-L)	2—4	„ 8 : 5			nach 12—14 Tagen welk, nach 21—24 Tagen dürr.
	12	10	1—11	„ 7 : 6			wie die erste Reihe.
Zahl der Versuche mit Xylol: 10	11	10 (A-L)	0—10	„ 8 : 6		25. 1.	nach 3 Tagen welk; nach 4 Tagen dürr.
	10	3 (A-L)	3—6	„ 7 : 6			nach 13 Tagen stark welk; nach 19—20 Tagen dürr.
Kontrollpflanzen (A-L)						17. 4. 25. 1.	nach 1—2 Tagen welk; nach 45 Tagen dürr.

Oleaceae.

Tabelle 87. *Ligustrum vulgare*	Länge des Astes	Länge der abgetöt. Strecke	Lage derselben über der Astbasis	Blattverhältnisse	Standort	Zeit der Versuche	Kontrolle und Bemerkungen
Zahl der Versuche: 2	45	21	4—25	gleichmäßig reich beblättert	sonnig	17. 8.	nach 3 Tagen welk; nach 8 Tagen Anfang des Dorrens.
	45	3	27—30				nach 7 Tagen stark welk; nach 13 Tagen dürr.
Kontrollast (A-L)							am 3. Tag stark welk; am 7. Tage dürr.

Gentianaceae.

Tabelle 88. *Gentiana asclepiadea.*	Länge der Pflanze	Länge der abgetöt. Strecke	Lage derselben über dem Boden	Blattfläche	Standort	Zeit der Versuche	Kontrolle und Bemerkungen
Zahl der Versuche: 6	56	29	1—30	mittelgroße gleichartige Blätter	schattig	19. 9.	nach 6 Tegen rollen sich die unteren Blätter ein; nach 11 Tagen dürr.
	56	5,5	25—30,5				nach 13 Tagen einige Blätter gelblich; nach 19 Tagen dürr.
Kontrollpflanze 50 cm lang (A-L)							nach 1 Tag welk; nach 5—6 Tagen dürr. Deutliches Welken ist nur an der Kontrollpflanze zu sehen.

Tabelle 89. *Gentiana lutea.*	Läng. v. Blatt m. Stiel						
Zahl der Versuche: 3	26	9	0—9	15 : 9	sonnig, etwas feucht	24. 9.	nach 3 Tagen dürr.
	27	3,5	0—3,5	16 : 6			nach 4 Tagen stark welk; nach 16 Tagen dürr.
Kontrollblatt (A-L)							nach 2 Tagen dürr.

Apocynaceae.

	Länge der Pflanze	Abgetötete Strecke	Lage derselben über dem Boden	Blattzahl	Standort	Zeit der Versuche	Kontrolle und Bemerkungen
Tabelle 90. *Vinca minor.* Zahl der Versuche: 18	30	9 (A-L)	6–15	6	am Morgen wenig, nachher ziemlich schattig	29. 3.	nach 5 Tagen treten die Blattadern deutlich hervor; nach 10—12 Tagen fleckig, nach 19 Tagen dürr und gelb.
	23	3 (A-L)	3—6	6			nach 12 Tagen welk;[1] nach 21 Tagen einige untere Blättchen dürr, obere noch grün.
	23	6 (A-L)	6—12	6			
	38	9	5—14	5			wie die Pflanze, welche an erster Stelle angeführt ist.
Kontrollpflanzen (A-L)							nach 5 Tagen braune Flecken; nach 6—8 Tagen dürr.
Tabelle 91. *Vinca major.*	120	3 (A-L)	40–43	11	sonnig	12. 7.	nach 32 Tagen welk; nach 40—42 dürr. Das Welken erfolgt von oben nach unten.
	121	10 (A-L)	40—50	12			nach 15 Tagen welk, die oberen Blätter stärker als die unteren; nach 32 Tagen dürr, nur die zwei untersten Blätter noch etwas wasserhaltig.
Zahl der Versuche: 8	100	2 (A-L) + 2 (A-L) + 2 (A-L)	16—18 38—40 72–74	zwischen der 1. u. 2. Zone 4 Bl. zw. d. 2. u. 3. Zone 8 Bl. zw. d. 3. Zone u. Spitze 6 Bl.			oberste Partie welk nach 16 Tagen; nach 34 Tagen dürr; die mittlere Partie nach 40 Tagen fast dürr; die unterste Partie hält sich 1½ Monat turgescent, beginnt nach 48—49 Tagen zu gelben und ist nach ca. 55 Tagen dürr.
Kontrollpflanzen (A-L)							nach 1 Tag: die obersten Blätter welk, die unteren turgescent; nach 4 Tagen halb dürr; nach 20–22 Tagen vollständig dürr. Kontrollpflanzen auf Blattentfernung und Knickung blieben immer frisch.

[1]) Das Welken ist sehr undeutlich, hingegen sieht man, daß Wassermangel eingetreten ist.

Convolvulaceae.

Tabelle 92.	Länge der Pflanze	Abgetöt. Strecke	Lage derselben über dem Boden	Blattzahl	Standort	Zeit der Versuche	Kontrolle und Bemerkungen
Convolvulus sepium.	170	24 (A-L)	65—89	15	halbschattig	8. 7. nachm.	nach 4 Tagen die 6 untersten Blätter welk; nach 14 Tagen halbdürr, die Spitze ausgenommen; nach 20 Tagen dürr und braun, die Spitze noch etwas wasserhaltig.
Zahl der Versuche: 6	180	24	60—84	14			nach 6 Tagen welk, auch die Spitze; nach 20 Tagen dürr.
	175	2 (A-L)	78—80	14			nach 8 Tagen die 3 untersten Blätter welk; nach 13 Tagen ganz welk; nach 20 Tagen dürr.
	70	3 (A-L)	0—3	12			nach 8 Tagen untere Blätter welk, Spitze frisch; nach 19 Tagen dürr.
Kontrollpflanze (A-L)							nach 1 Tag Basis welk, sonst frisch; nach 8 Tagen untere Blätter dürr, die übrigen stark welk; nach 11 Tagen dürr.

Borraginaceae.

Tabelle 93.	Länge der Pflanze	Abgetöt. Strecke	Lage derselben über dem Boden	Blattzahl	Standort	Zeit der Versuche	Kontrolle und Bemerkungen
Myosotis silvatica. Zahl der Versuche: 6	40	5 (A-L)	14—19	12	ziemlich schattig	21. 5. nachm.	nach 7 Tagen welk; nach 9 Tagen dürr.
	42	23 (A-L)	1—24	13			nach 3—4 Tagen welk; nach 7 Tagen dürr.
Kontrollpflanzen (A-L)							nach 2 Tagen welk; nach 5 Tagen dürr.

Verbenaceae.

Tabelle 94. *Verbena hybrida.*	Länge der Pflanze	Abgetötete Strecke	Lage derselben über dem Boden	Blattzahl	Standort	Zeit der Versuche	Kontrolle und Bemerkungen
Zahl der Versuche: 5	28	13 (A-L)	3–16			10. 8.	nach 2 Tagen welk; nach 8 Tagen dürr.
	13	2,5 (A-L)	5,5—8				nach 9 Tagen welk; nach 11 Tagen Beginn des Dorrens.
Kontrollpflanze (A-L)							nach 1 Tag welk; nach 3 Tagen dürr.

Labiatae.

Tabelle 95. *Stachys silvatica.*	Länge der Pflanze	Abgetötete Strecke	Lage derselben über dem Boden	Blattzahl	Standort	Zeit der Versuche	Kontrolle und Bemerkungen
Zahl der Versuche: 9	73	10 (A-L)	11—21	reich und gleichmäßig beblättert. Blätter groß und gestielt	schattig und feucht	28. 6.	nach 6 Tagen welk, untere Blätter stärker welk als obere; nach 13 Tagen dürr.
	72	10	10—20				nach 6 Tagen welk; nach 13 Tagen dürr.
	75	10 (A-L)	45—50				nach 6 Tagen welk; nach 12 Tagen dürr.
	72	7,5(A-L)	50—60				nach 10 Tagen dürr.
Kontrollpflanzen (A-L)							nach 2 Tagen welk; nach 3—4 Tagen dürr. Das Welken beginnt unten. Die Blüten bleiben am längsten turgescent.

Tabelle 96. *Salvia officinalis.*	Länge der Pflanze	Abgetötete Strecke	Lage derselben über dem Boden	Blattzahl	Standort	Zeit der Versuche	Kontrolle und Bemerkungen
	50	10 (A-L)	2—12	50	sonnig	5. 7. nachm.	nach 8 Tagen welk; nach 12 Tagen untere Blätter braunrot; nach 16 Tagen dürr.
Zahl der Versuche: 4	58[1])	2 (A-L)	18—20	10			nach 16 Tagen dürr; deutl. Welken nicht bemerkbar.
	56	2 (A-L)	12—14	52			nach 10 Tagen welk; nach 20 Tagen dürr.
Kontrollpflanzen (A-L)							nach 2—3 Tagen welk; nach 5 Tagen dürr.

[1]) Ist eine Pflanze mit sehr vielen Blüten.

Solanaceae.

Tabelle 97. *Lycium barbarum.*	Länge der abgetöt. Strecke	Länge der abgetöt. Strecke	Lage derselben unter der Sproßspitze	Blattverhältnisse	Standort	Zeit der Versuche	Kontrolle und Bemerkungen
Zahl der Versuche: 16	46	7,5	25—32,5	reich beblättert, Blätter sind noch klein	ziemlich schattig, am Vormittag ca. 2 Stdn. Sonne	1907 7. 5. abends	nach 20 Tagen welk, zu einem kleinen Teil schon gelb; nach 25 Tagen dürr.
	70	5	17—22				nach 20 Tg. gelb; nach 29 Tagen ganz an den Spitzen der Seitensprosse noch frisch; je weiter davon entfernt, desto mehr welk oder dürr. Vom 7. bis 12. Mai wurden ob d. getöt. Zone 4 neue, kräft. Schosse gebild.
	131	20	40—60				nach 18 Tagen welk; nach ca. 23 Tagen dürr.
	183	20	50—70				nach ca. 17 Tg. welk; nach 20 Tg. viele Blätter gelb; nach 29 Tg. die unteren Blätter dürr. 3 Schosse u. 1 Blütenknospe wurden seit dem Abtöten gebildet.
Kontrolläste (A-L) 50 und 100 cm lang							nach 1—2 Tagen welk.
	68	5	55—60	zahlreiche und relativ große Blätter	wie oben	8. 7. nachm.	nach 6 Tagen welk; nach 16 Tagen dürr.
	80	4	70—74				wie vorige, nur schritt das Welken anfangs etwas rascher vor von unten nach oben.
							am 13.—16. erholten sich zuweilen mehrere Blätter, welche zunächst an der getöteten Zone lagen und am Abend zuvor deutlich welk waren. Abgeschnittene Blätter aber wurden über Nacht welk. Die ersten Zeichen des Wassermangels bestehen meistens in einer Einrollung der Blattspitzen.
Kontrolläste (A-L)							nach 1 Tag welk; nach 6 Tagen halb dürr.
	75	28	20—48	Bei Beginn des Versuches 62 Bl. Am 1. Juli 189 Bl.	wie oben	1908 7. 5. nachm.	bis 1. Juli hatten sich 9 neue Seitenzweige gebildet mit 127 neuen Blättern normaler Größe. Nach 22-23 Tg. ist die größte Zahl der Blätter, welche am Hauptast sich finden, welk. Die Seitenzweige bleiben lange frisch; derjenige, der dem apikalen Astende zunächst liegt, besitzt am 1. Juli noch einige turgescente Bl.
	90	40	ob. Astbasis 5-45	110	wie oben	11. 5. abends	nach 7 Tg. welk, nur die Bl. ganz an d. Sproßspitze noch turgesc.; nach 17 Tg. unterst. Bl. dürr, oberste noch turgesc.; nach 22 Tg. Spitze welk, sonst dürr.
	79	38	3—41	17			
Kontrolläste (A-L)							nach 1 Tag z. T. welk.

	Länge d. Versuchspflanze	Länge der abgetöt. Strecke	Lage derselben über dem Boden	Blattverhältnisse	Standort	Zeit der Versuche	Kontrolle und Bemerkungen
Tabelle 98. *Physalis alkekengi.* Zahl der Versuche: 6	64	18 (A-L)	1—19	Belaubung bei allen Pflanzen dieselbe	Morgens und abds. schattig, mittags sonnig	9. 7. mittags	nach 12 Tagen welk, untere Blätter welker als obere; nach 13 Tagen alle rot angelaufen. Nach 28 Tagen dürr und braun.
	61	18	1—19				nach 11 Tagen sind die Blätter, welche der Sonne ausgesetzt waren, rot, alle sind welk; nach 26—28 Tagen dürr und braun.
	60	2 (A-L)	15—17				nach 13 Tagen die untersten Blätter rötlich, alle turgescent; nach ca. 20 Tagen welk; nach 30—32 Tagen dürr und braun.
Kontrollpflanzen (A-L)							nach 2 Tagen welk; nach 6 Tagen dürr. Der Kelch färbt sich statt rot tief braun. Das Welken schreitet langsam von unten nach oben hin vor. Blattentfernung blieb ohne Einfluß auf das Welken.
Tabelle 99. *Petunia hybrida.* Zahl der Versuche: 3	38	2,5 (A-L)	18—20,5	gleich stark belaubt	sonnig	10. 7. vorm.	nach 2 Tagen welk, besonders die unteren Blätter; nach 8 Tagen stark welk; nach 11 Tagen dürr.
	32	11 (A-L)					nach 1 Tag welk; nach 8 Tagen fast dürr.
Kontrollpflanze (A-L)							nach 1 Tag welk; nach 3 Tagen dürr.
Tabelle 100. *Solanum tuberosum.*	Länge d. Blattstieles		über Blattstielbasis	Länge des Blattes			
	6	2 (A-L)	1—3	20 cm	sonnig	20. 7.	nach 7 Tagen welk; nach 10 Tagen zum größten Teil dürr.
Zahl der Versuche: 6	6[1]	10	1—11	20 "			nach 8 Tagen welk; nach 10 Tagen dürr.
	3,5	(A-L)	0—2	9 "			nach 9—10 Tagen welk; nach 12 Tagen dürr.
Kontrollblätter (A-L)							nach 1—2 Tagen welk; nach 4 Tagen dürr.

[1]) Die Blattfläche wurde um 4 Teilblättchen reduziert, die Wunde mit A-L verklebt.

	Länge des Blattes						
Tabelle 101. *Nicotiana tabacum.*	11	4 (A-L)	0—4		sonnig	9. 8.	nach 9—10 Tagen welk; nach 12 Tagen dürr.
Zahl der Versuche: 6	10	2 (A-L)	0—2				nach 10 Tagen welk; nach ca. 13 Tagen dürr.
Kontrollblätter (A-L)							nach 4 Tagen welk; nach 9 Tagen Beginn des Dorrens.

Scrophulariaceae.

	Länge der Pflanze	Länge der abgetöt. Strecke	Lage derselben über dem Boden	Blattverhältnisse	Standort	Zeit der Versuche	Kontrolle und Bemerkungen
Tabelle 102. *Veronica arvensis.*							
Zahl der Versuche: 12	30	3,5 (A-L)	6—9,5	obere Blätter klein, untere groß, gleich beblättert	sonnig, nur gegen Abend schattig	7. 6.	nach 18 Tagen stark welk, untere Blätter mehr als obere; nach 22 Tagen vollständig dürr.
	28	2 (A-L)	4—6				ganz ähnlich wie vorige.
	10	1 (A-L)	1—2				nach 20 Tagen dürr, die Spitze noch wasserhaltig und anscheinend turgescent. Bei mehreren Versuchen trat auf der Blattunterseite Rotfärbung ein.
Kontrollpflanzen (A-L)							nach 3 Tagen welk; nach 9 Tagen dürr.
Tabelle 103. *Veronica hederifol.*	30	4 (A-L)	9—13	mittelgroße Blätter	schattig	8. 6.	nach 9 Tagen welk; nach 13—14 Tagen dürr.
	28	4 (A-L)	7—11				nach 9 Tagen welk, z. T. halb dürr; nach 13 Tagen dürr.
Zahl der Versuche: 9	39	2 (A-L)	3—5				nach 9—10 Tagen welk, nach 13 Tagen dürr.
Mit Wasserdampf: 5							Die Blätter färbten sich nach dem Welken rotbraun.

Versuche mit Parenchym-entfernung: 4	Länge der Pflanze	Länge der abgetöt. Strecke	Lage derselben über dem Boden	Blattverhältnisse	Standort	Zeit der Versuche	Kontrolle und Bemerkungen
	30	4 (A-L)	9—13	mittelgroße Blätter	schattig	8. 6.	nach 6 Tagen einige Blätter an der Basis welk, sonst turgescent; nach 9 Tagen ganz welk; nach 14 Tagen dürr. Ein deutlicher Unterschied ist nicht erkennbar.
	28	2 (A-L)	4—6				
Kontrollpflanzen (A-L)							nach 2—3 Tagen welk; nach 8 Tagen dürr.
Tabelle 104. *Veronica chamaedrys.*				Zahl der Blätter			
	30	10 (A-L)	3—13	10	schattig	24. 5.	nach 10 Tagen dürr.
	24	3,5 (A-L)	2—5,5	10			wie vorige. Der Unterschied ist unbedeutend.
Zahl der Versuche: 7	29	2 (A-L)	2--4	11			
Kontrollpflanzen (A-L)							nach 6 Tagen dürr. Welken ist nicht deutlich sichtbar.
Tabelle 105. *Verbascum lychnitis.*	128	10 (A-L)	19—29	ähnlich gebaute, blattreiche Pflanzen	sonnig	28. 6. vorm.	nach 9 Tagen welk, die Blüten ausgenommen. Die beiden untersten Blätter sind heller als die andern.
	90	25 (A-L)	8—33				nach 6 Tagen welk: nach 13 Tagen oberste Blätter stark welk, die Großzahl aber vollständig dürr.
Zahl der Versuche: 6	90	7 (A-L)	19—26				nach 11 Tagen unterstes Blatt rot und welk, die drei folgenden welk, die oberen turgescent; nach 13 Tagen untere Blätter dürr, die mittleren welk, oberste noch frisch.
Kontrollpflanze (A-L) 60 cm lang							nach 4 Tagen welk; nach 11 Tagen die Großzahl der Blätter dürr. Am 13. Tage nach dem Abtöten mußten die Versuche abgebrochen werden.

Plantaginaceae.

Tabelle 106. *Plantago major.*	Länge der Blattstiele	Länge der abgetöt. Zone	Lage derselben über dem Boden	Blattfläche	Standort	Zeit der Versuche	Kontrolle und Bemerkungen
Zahl der Versuche mit Wasserdampf: 6	12	3,5 (A-L)	3—6,5	10 : 11	sonnig	6. 7. vorm.	nach 5 Tagen rötlich gefärbt; nach 10 Tagen welk und rot; nach 28 Tagen dürr. Die Blattnerven blieben grün.
	13	12 (A-L)	1—13	10 : 11			nach 10 Tagen welk, stärker als vorige; nach 23 Tagen dürr. Rotfärbung wie vorige.
	13	12	1—13	10 : 11,5			wie vorige.
Kontrollblätter (A-L)							nach 3 Tagen welk; nach 10 Tagen Eintritt der Dürre.
Zahl der Versuche mit Äther: 4.	18	10	5—15	12 : 13	wie oben	13. 7. nachm.	nach 9 Tagen welk, Blattspreiten braunrot, die Adern ausgenommen, welche grün blieben; nach 21 Tagen dürr.
	18	3—4 (B-w.)	4—8	11 : 13			nach ca. 11 Tagen welk; nach 22 Tagen dürr. Färbung wie bei voriger Versuchspflanze.
	10	3—4 (B-w.)	4—8	8 : 6			wie vorige.
Zahl der Versuche mit Parenchymentfernung: 4	15	3 (B-w.)	3—7	10 : 11	wie oben	13. 7. nachm.	} nach 11 Tagen welk; nach 20—22 Tagen dürr.
	13	4 (B-w.)	5—9	11 : 12			
Kontrollpflanzen (B-w.)							nach 3 Tagen welk; nach 6 Tagen dürr.

Caprifoliaceae.

	Länge des Astes	Länge der abgetöt. Strecke	Lage derselben unter der Astspitze	Blattverhältnisse	Standort	Zeit der Versuche	Kontrolle und Bemerkungen
Tabelle 107. *Lonicera caprifolium.* Zahl der Versuche: 8	350	30 (A-L)	230 - 260	sehr reich beblättert ca. 160 Bl.	sonnig	1. 6.	nach 7 Tagen welk; nach 10—11 Tagen dürr. Das Welken und Dorren beginnt an den untersten Blättern und schreitet langsam gegen die Spitze vor.
	320	30	220—250	ca. 150 Bl.			nach 6—7 Tagen welk; nach 10—11 Tagen dürr.
	180	12	150—162	ca. 70 Bl.			nach 6 Tagen welk; nach 8 Tagen beginnt zu dorren.
	75	8	25—33	20 Bl.		21. 5.	nach 9 Tagen beginnt zu welken; nach 19 Tagen, als der Versuch unterbrochen wurde, stark welk, aber noch nicht dürr.
	16	4 (A-L)	4,5—8,5	2 Bl.			nach 6 Tagen unbedeutend welk; nach 19 Tagen wie der vorige Versuch.
	195	13	75—88	55 Bl.			nach 6 Tagen wenig welk; nach 19 Tagen beginnt zu dorren.
Kontrolläste (A-L) 1 m und 220 cm lang							nach 1 Tag welk; nach 6 Tagen dürr.
30 cm lang							nach 1 Tag welk; nach 5 Tagen dürr.
Tabelle 108. *Lonicera tartarica.*	200	30	150—180	120 Bl.	etwas schattig	1. 6.	nach 7 Tagen welk; nach 12 Tagen dürr, besonders die Sproßspitzen.
Zahl der Versuche: 3	180	5	140—145	130 Bl.			nach 10—11 Tagen welk; nach 13 Tagen dürr.
Kontrollast (A-L)							nach 1—2 Tagen welk; nach 3 Tagen dürr. Das Welken beginnt bei den oberen Blättern.

Tabelle 109. *Diervillea florida.*	48	28	17—45	gleichartig beblättert. Zahl der Blätter 45—50		8. 8.	nach 10 Tagen welk; nach 15 Tagen dürr.
	45	4	39—44				nach 15 Tagen welk.
Zahl der Versuche: 4	50	12	34—46				nach 11 Tagen welk; nach ca. 17 Tagen dürr.
Kontrollast (A-L) 50 cm lang							nach 2 Tagen welk; nach 9 Tagen dürr.
Tabelle 110. *Symphoricarpus racemosus.*	56	27 (A-L)	Astbasis 3—30	17	sonnig	9. 7.	nach 4 Tagen welk; nach 10 Tagen dürr.
	72	6 (A-L)	2—28	22			nach 9—10 Tagen welk; nach 15 Tagen dürr.
Zahl der Versuche: 3							nach 2 Tagen welk; nach 4 Tagen dürr.
Kontrollast (A-L							Das Welken der abgetöteten Aeste beginnt unten und schreitet langsam gegen die Spitze vor.
Tabelle 111. *Sambucus nigra.*	87	20	0-20 üb. Bod.	gleichartig belaubt. Die Blätter sind oben entfaltet und noch klein	feucht und halbschattig	12. 4.	nach 11 Tagen welk; nach 23 Tagen dürr.
Zahl der Versuche an Aesten mit halbentfalteten Blättern: 10	105	12	15-27 üb. Bod.				nach 7—13 Tg. welk; nach 11—15 Tg. fast dürr.
Kontrollast (A-L)							nach 2 Tagen welk; nach 6 Tagen dürr. Die abgetöteten Aeste bleiben lange unverändert, welken dann sehr rasch, so daß oft an demselben Tag die Blättchen bis gegen Mittag frisch aussehen, nachmittags aber sehr stark welken.
Zahl der Versuche an Zweigen mit normalen Blättern: 8 [1]	90	20	20—40	10 Bl.	wie vorige	19. 5. abends	nach 2 Tagen welk, untere Blätter mehr als obere.
	92	3	23—26	10 „			nach 9 Tagen unten 4 Blätter welk; nach 10 Tagen untere Blätter am Rande bräunlich.
[2]	120	20	10—30	14 „			nach 10 Tagen untere 4 Blätter welk.
	124	2	25—27	12 „			nach 12—13 Tagen untere Blätter welk.
Kontrollobjekte (A-L) 90 cm lang, mit 10 Bl.							nach 1 Tag beide Kontrolläste stark welk.
120 cm lang, mit 14 Bl.							nach 5 Tagen Beginn des Dorrens.

[1]) Sind jüngere Schosse. [2]) Sind ältere Schosse; der Altersunterschied übersteigt aber nicht 3 Wochen.

Adoxaceae.

Tabelle 112. *Adoxa moschatellina.*	Länge der Pflanze	Länge der abgetöt. Strecke	Lage derselben über dem Boden	Blattfläche	Standort	Zeit der Versuche	Kontrolle und Bemerkungen
Zahl der Versuche: 10	12	7(Par.)	2—9	gleichgroße Blätter	etwas schattig	10. 6. nachm.	} nach 7 Tagen welk.
	18	7	2—9				
	11	2(Par.)	3 5				nach 18 Tagen turgescent. Länger konnten die Versuche nicht verfolgt werden, da die Pflänzchen von Feuchtigkeit zu sehr gelitten hatten.
Kontrollpflanzen (A-L)							nach 5 Tagen stark welk; nach 7 Tagen dürr.
							Kontrollversuche auf Knickung waren bedeutungslos. — Unmittelbar nach dem Abtöten sind die Blätter stark welk, erholen sich aber im Verlaufe desselben Abends wieder.

Campanulaceae.

Tabelle 113. *Campanula trachelium.*	Länge des Blattstieles	Länge d. Versuchszone	Lage derselben über dem Blattstielgrund	Blattfläche	Standort	Zeit der Versuche	Kontrolle und Bemerkungen
Zahl der Versuche mit Parenchymentfernung: 10	16	2 (A-L)	6—8	6 : 3	sonnig	6. 5.	nach 11 Tagen welk; } nach 14 Tagen am Rande dürr.
	12	2	6—8	6 : 3			nach 11—12 Tagen welk; }
	16	8 (Par.)	5 13	7 : 5			nach 10 Tagen wenig welk; nach 16 Tagen dürr.
	14	6(Par.)	4 10	6 : 3			nach 8 Tagen welk; am 11. dürr.
Zahl der Versuche mit Xylol: 4	12	2 (A-L)	2—4	7 : 5	wie oben	6. 5.	} nach 8 Tagen welk; nach 10 Tagen dürr.
	12	2 (A-L)	2—4	6 : 4			
	13	7 (A-L)	2—9	6 : 4			nach 8 Tagen halb dürr.
Kontrollblätter (A-L)							nach 1 Tag welk; nach 2 Tagen dürr.

Tabelle 113 (Forts.). *Campanula trachelium.*	Länge des Blattstieles	Länge d. Versuchszone	Lage derselben über der Blattstielbasis	Blattfläche	Standort	Zeit der Versuche	Kontrolle und Bemerkungen
Zahl der Versuche mit Wasserdampf, mit Blattstielen: 12	18	12,5	4 – 16,5	13 : 9	sonnig	13. 7. nachm.	nach 6 Tagen stark welk. Die Blattränder gelb; nach ca. 12 Tagen tritt Rotfärbung ein; nach 13 Tagen dürr.
	18	12,5 (A-L)	5—17,5	14 : 9			nach 10 Tagen welk; nach 13 Tagen dürr.
Kontrollblätter (A-L)	12	2 (A-L)	3 - 5	14 : 8			nach 3 Tagen dürr; nach 1/2 Tag welk.
				Zahl d. Blätter			
Versuche mit ganzen Pflanzen; Abtötungsmittel: Wasserdampf.	90	15 (A-L)	4 – 19	16	wie oben	5. 8.	welk nach 7 Tagen; dürr nach 13—15 Tagen.
Zahl derselben: 6	80	58 (A-L)	2—60	17			nach 5 Tagen welk: nach 10 Tagen fast dürr.
	117	2 (A-L)	3 – 5	20		13. 7.	n. 11 Tag. welk u. Blätter rotpunktiert; n. 15 Tag. dürr.
Kontrollpflanze (A-L)						5. 8.	nach 1 Tag welk: nach 6 – 7 Tagen dürr.
Tabelle 114. *Campanula rapunculoides.*	7,5	6,5	1—7,5	Zieml. gleichart., grundständige Blätter ein u. ders. Pflanze	halbschattig	5. 8.	Die Blätter welken fast zur selben Zeit. Nach 3 Tagen sind sie welk; nach 6 Tagen dürr.
	7	7 (A-L)					
Zahl der Versuche: 8	8	2 (A-L)	2—4				
Kontrollblätter (A-L)	10,5	2 (A-L)	3 – 5				nach 2 – 3 Tagen welk; nach 5 Tagen dürr.
Tabelle 115. *Campanula isophylla.*	Länge des Zweig.	Versuchszone	Lage derselben unter Spitze	Zahl der Blätter			
Zahl der Versuche mit Eis: 2,	45	12 [1])	13—25	13	Topfpflanze, im Zimmer gehalten.	4. 1.	nach 9 Tagen die untersten 5 Blätter welk, die oberen frisch; nach 16 Tagen dürr.
mit Wasserdampf: 4	51	13 [2])	15—28	14		5. 2.	nach 8 Tagen zur Hälfte, nach 10 Tagen vollständig welk; nach 15 Tagen dürr.
Kontrollpflanzen (A-L)							nach 1 Tag welk; nach 4 Tagen Beginn des Dorrens.

[1]) Abtötungsmittel: tiefe Temperatur von — 7° bis — 10° C. Dauer des Versuches: 20 Min. [2]) Abtötungsmittel: Wasserdampf.

Cucurbitaceae.

Tabelle 116. *Cucurbita Pepo.*	Länge d. Blattstieles	Länge der abgetöt. Strecke	Lage derselben über der Blattstielbasis	Blattfläche	Standort	Zeit der Versuche	Kontrolle und Bemerkungen
Zahl der Versuche mit Wasserdampf: 5	25	24 (A-L)		gleichartige, große Blätter an verschiedenen Pflanzen	sonnig	10. 8.	nach 6 Tagen beginnt zu welken; nach 8 Tagen abends bedeutend welk; am Morgen des 9. Tages bedeutend mehr wasserhaltend als am Abend vorher; nach 10 Tagen beginnt zu dorren; nach 15 Tagen vollständig dürr.
	24,5	24					nach 7—8 Tagen welk; nach 10 Tagen Beginn des Dorrens; nach 15 Tagen dürr.
	26	3,5 (A-L)	4—7,5				nach 9 Tagen welk; nach 15 Tagen fast dürr.
Kontrollblätter (A-L)							nach 4—5 Stunden welk; nach 8 Tagen dürr.
Versuche mit Xylol.	7	6 (A-L)		10 : 9	Topfpflanzen, im Zimmer gehalten	25. 3.	nach 2 Tagen welk; nach 4 Tagen gelblich.
Zahl derselben: 3	6	2 (A-L)	3—5	11 : 8			nach 4 Tagen welk; nach 8 Tagen fast dürr.
Kontrollblatt (A-L)							nach $^1/_4$ Stunde welk; nach 3 Tagen dürr.
							Die Versuche mit Xylol zeigen folgende Erscheinung: Ca. 2 Tage nach dem Abtöten setzt sich den Blattnerven entlang eine Verfärbung an, als ob man die Nerven mit Leim bestrichen hätte. Am 29. 3. wurden die Blätter an den betreffenden Stellen durchscheinend. Der Untersuch ergab, daß diese Blattpartien tot waren. In den Gefäßen habe ich keine weitere Veränderung beobachten können. Kontrollblätter, deren Stiele geknickt und so festgebunden wurden, blieben die ganze Zeit der Versuche frisch.

Dipsaceae.

Tabelle 117. *Knautia arvensis.*	Länge der abgetöt. Pflanze	Länge der abgetöt. Strecke	Lage derselben über dem Boden	Blattverhältnisse	Standort	Zeit der Versuche	Kontrolle und Bemerkungen
Zahl der Versuche: 8	48	8 (A-L)	19–27	2 große Blätter	sonnig	4. 7.	nach 3 Tagen welk; nach 20 Tagen dürr. Die Spitze welkt zuerst; nach 10 Tagen starke Rotfärbung.
	62	5—6	24—29	2 große Blätter			nach 6 Tagen rot angelaufen und welk; nach ca. 20 Tagen dürr.
	42	12 (A-L)	1—13	6 Blätter			nach 6 Tagen Blätter rotschwarz; Welken undeutlich; nach 13 Tagen 2 Blätter schwarz und dürr, die übrigen nach 17 Tagen.
	46	4 (A-L)	4—8	6 Blätter			nach 15 Tagen beginnen die Blätter zu dorren; nach 19 Tagen ganz dürr.
Kontrollpflanzen (A-L) 40 und 60 cm lang							nach 1 Tag welk; nach 9 Tagen dürr. Die unteren Blätter welken zuerst.
							Kontrollpflanzen, deren Stengel geknickt und in scharfer Biegung festgebunden wurden, blieben die ganze Zeit der Versuche unverändert.
							Die Rotfärbung war auch an einigen unversehrten Pflanzen zu beobachten, doch war ihre Intensität gering im Vergleich zu den Versuchspflanzen.

Compositae.

	Länge der Pflanze	Länge der abgetöt. Strecke	Lage derselben über dem Boden	Blattzahl	Standort	Zeit der Versuche	Kontrolle und Bemerkungen
Tabelle 118. *Crepis biennis.* Zahl der Versuche: 6	115	10 (A-L)	31—41	5	sonnig	17. 6. vorm.	nach 8 Tagen die Spitze welk; nach 9 Tagen auch die unteren Blätter; nach 11 Tagen dürr.
	75	10 (A-L)	2—12	7			nach 10 Tagen beginnen die Blätter zu dorren; Welken undeutlich.
	80	2 (A-L)	4–6	7			nach 10 Tagen deutlich welk; nach 14 Tagen dürr.
	22 [1]	5 (A-L)	2—7	3			nach 3 Tagen welk; nach 8 Tagen dürr.
Kontrollpflanz. (A-L)							nach 2 Tagen welk; nach 4 Tagen dürr.
Tabelle 119. *Lampsana com.* Zahl der Versuche: 4	69	6 (A-L)	7—13	15	sonnig	19. 6. nachm.	nach 4 Tagen welk, untere Blätter mehr als obere nach 8 Tagen dürr.
	53	18 (A-L)	4—22	11			nach 3 Tagen bedeutend welk; nach 6 Tagen dürr.
Kontrollpflanze (A-L)							nach 1 Tag welk; nach 3 Tagen dürr. 10 Minuten nach dem Abtöten sind die Blätter stark welk, erholen sich aber wieder über Nacht und bleiben 3, resp. 4 Tage frisch. Knickung ist für das Welken ohne Belang.
Tabelle 120. *Taraxacum officin.* Zahl der Versuche: 18	Blattl. 63	8	3—11	D. Blätter sind ziemlich gleichartig	Am Vorm. schatt., nachher sonnig	20. 6. abends	nach 4—5 Tagen waren alle Blätter welk; am 27., als die Versuche abgebrochen werden mußten, war noch keines derselben dürr.
	51	13	0—13				
	60	10	4—14				
	35	10	2—12	jüngere Blätter	halbschattig	19. 5. abends	nach 9 Tagen gelb und am Rande dürr. Welken undeutlich.
	37	2	2–4				nach 15 Tagen gelblich, ohne vorher zu welken.
Kontro blätter (A-L)							Die Kontrollblätter für beide Versuchsreihen welkten am 1. Tag nach dem Abschneiden und dorrten nach weiteren 4 Tagen.

[1]) Ist eine junge Pflanze mit 3 kleineren Blättern.

	abget. Objekt.			Blattbreite			
Tabelle 121. *Hieracium pilosella*	23	5 (A-L)	2—7	3,5	sonnig	4. 7. vorm. u. nachm.	nach 3 Tagen ist die untere Hälfte des Blattes, welche dem Sonnenbrand ausgesetzt ist, rot; nach 6 Tagen welk; nach 10 Tagen rotgrau und beginnt zu dorren; nach 12 Tagen dürr.
Zahl der Versuche: 12	23	10 (A-L)	2–12	3,5			nach 3 Tagen über Blatthälfte, welche dem Licht besonders ausgesetzt war, rot; nach 5 Tagen Blatt welk; nach 10 Tagen dürr.
Versuche mit Blättern	21	17 (A-L)	0—17	3			nach 3 Tagen welk und bräunlich gefärbt.
	20	12 (A-L)	0—12	3			nach 3 Tagen rot; nach 6 Tagen welk; nach 10 Tagen dürr. — Das Blatt war durch seine Lage etwas geschützt gegen starke Transpiration.
Kontrollblätter (A-L)							nach 2 Tagen welk und schwach rot angelaufen; nach 8 Tagen dürr.
				Blattverhältnisse			
Versuche mit Blütenstielen	24	7 (A-L)	2—9		wie oben	4. 7.	nach 6—8 Tagen welk; nach 16 Tagen dürr.
	47	17 (A-L)	5—22				nach 7—8 Tagen welk; nach 14 Tagen dürr.
Kontrollblüten (A-L)							nach 2 Tagen welk; nach 6 Tagen zum größten Teil dürr.
	Blattst.-Länge						
Tabelle 122. *Helianthus annuus*	7	6	0,5–6,5	jüngere mittelgr. Blätter		9. 8.	nach 1 Tag welk; nach 9—10 Tagen dürr.
	11	3,5	2—5,5				nach 2 Tagen welk; nach 9–10 Tagen dürr.
Zahl der Versuche: 8	20	19 (A-L)		Aeltere, großeBlätter			nach 3 Tagen welk; nach 11 Tagen dürr.
	20	19					wie vorige.
Kontrollblätter (A-L)							Die jüngeren Blätter welken etwas rascher als die älteren, doch ist der Unterschied nicht bedeutend; nach $1/2$—1 Tag alle welk; nach 4—5 Tagen dürr.

	Länge d. Versuchsobjekte	Länge der abgetöt. Strecke	Lage derselben über dem Boden	Blattverhältnisse	Standort	Zeit der Versuche	Kontrolle und Bemerkungen
Tabelle 123. *Chrysanthemum leucanthemum.*	40	10 (A-L)	1—11	6 Bl.	sonnig	9. 8. vorm.	nach 4 Tagen welk; nach 9 Tagen dürr.
Zahl der Versuche: 8	28	3,5 (A-L)	1—4,5	5 „			nach 9 Tagen welk; nach 12 Tagen dürr.
	41	3,5 (A-L)	1—4,5	6 „		4. 7. nachm.	nach 9 Tagen welk; nach 11 Tagen dürr. Rotfärbung der Blätter wie bei Hieracium.
Kontrollpflanzen (A-L)							nach 2 Tagen welk; nach 5 Tagen dürr. Das Welken beginnt an den untersten Blättern und schreitet langsam nach oben vor.
Tabelle 124. *Eupatorium cannabinum.*	32	20 (A-L)	0—20	reich beblätt., alle Versuchspflanzen haben dieselb. Blattzahl	sonnig	10. 8.	nach 5 Tagen welk, untere Blätter bereits halb dürr; nach 9 Tagen dürr.
	36	20	0—20				nach 5 Tagen welk; nach 10 Tagen fast dürr.
Zahl der Versuche: 6	35	3 (A-L)	5—8				nach 9—10 Tagen welk, die oberen Blätter welken nach den unteren; nach 14—16 Tagen dürr.
Kontrollzweige (A-L)							nach 3 Tagen welk; nach 5 Tagen dürr.
Tabelle 125.	27	18	6—24	sehr große Blätter	schattig und etwas feucht	19. 9.	nach 1 Tag welk; nach 5 Tagen dürr.
Tussilago farfara.	26	18 (A-L)	3—21				nach 1 Tag welk; nach 5 Tagen am Rande, nach 6 Tagen ganz dürr.
Zahl der Versuche mit Wasserdampf: 6	26	3,5 (A-L)	15—18,5	großes Blatt			nach 8 Tagen welk; nach 11—12 Tagen dürr.
	13	9 (A-L)	1—10	kleinere Bl., jünger als die vorigen			nach 7 Tagen welk; nach 10 Tagen dürr.
	13	2	7—9				nach 8 Tagen welk; nach 11—12 Tagen dürr.

Zahl der Versuche mit Aether: 4	10 10	9 (A-L) 2 (A-L)	0—9 2—4	mittelgroße Blätter	schattig und etwas feucht	19. 9.	nach 1 Tag welk; nach 7—9 Tagen dürr. Der Unterschied zwischen den Versuchspflanzen mit kurzer und langer Zone ist nicht deutlich.
Kontrollblätter (A-L)							nach $^1/_2$ Tag welk; nach 2 Tagen dürr.
Tabelle 126. *Adenostyles alliariae.*	11	10 (A-L)	0—10	Blattfläche 12 : 13	schattig; unter Laubholzbäumen	19. 9.	die beiden Blätter welken ganz gleichzeitig; nach 1 Tag welk; nach 5 Tagen dürr.
	12,5	10	1—11	12 : 13			
Zahl der Versuche: 7	11	2 (A-L)	5—7	11 : 13			nach 6 Tagen treten rotgelbe Flecken auf; nach 7 Tagen welk; nachher konnte die Pflanze nicht mehr beobachtet werden.
Kontrollblätter (A-L)							nach 1 Tag welk; nach 5 Tagen dürr.
Tabelle 127. *Senecio Fuchsii.*	68	40 (A-L)	5—45	gleichmäßig und reich beblättert			nach 1 Tag untere Blätter dürr, obere welk; nach 3—4 Tagen ganz dürr.
Zahl der Versuche: 4	67	2 (A-L)	12—14				nach 5 Tagen welk, untere Blätter stärker als die oberen; nach 11—12 Tagen dürr und braun.
	63	2 (A-L)	41—43				
Kontrollpflanze (A-L)							nach 1 Tag zum größten Teil dürr, um die Spitze noch etwas wasserhaltig. Da an den Versuchspflanzen eine Anzahl Blätter entfernt werden mußten, wurden mehrere, sonst unversehrte Pflanzen ebenfalls einer Anzahl Blätter beraubt. Das Experiment war ohne Bedeutung für den Zeitpunkt des Welkens.

C. Vergleichende Bemerkungen zu den erhaltenen Resultaten.

An die Besprechung der einzelnen Versuche mögen sich einige Bemerkungen von mehr allgemeiner Geltung anknüpfen.

I. Verlauf des Welkens und Begleiterscheinungen des Wassermangels.

Der Wassermangel kommt auf sehr mannigfache Weise zum Ausdruck. Fortschreitendes Welken von unten nach oben wurde beobachtet an: *Bromus sterilis, Dactylis, Agropyrum, Glyceria, Arrhenatherum, Secale, Bambusa, Tradescantia, Hemerocallis, Papaver rhoeas, P. somniferum, Chelidonium, Alliaria, Rhaphanus, Spiraea Thunb., Pisum, Geranium dissect., Pelargonium, Malva, Epilobium, Onothera, Aethusa, Vinca minor, Convolvulus, Stachys, Salvia, Lycium, Petunia, Physalis, Veronica arv., Verbascum, Lonicera caprifol., Symphoricarpus, Campanula trachelium, Knautia, Lampsana, Chrysanthemum, Eupatorium* und *Senecio.* Besonders auffallend ist das langsam vordringende Welken an Gräsern und an *Tradescantia* zu beobachten, an beiden aber nur, wenn sie dem direkten Sonnenlicht entzogen sind. 3 Tradescantiazweige, welche am 3. Februar von der Mutterpflanze losgetrennt und an der Wand des Zimmers aufgehängt worden waren, so daß sie vom einfallenden Lichte nicht direkt getroffen wurden, hielten sich 7 bis 9 Tage turgescent; dann begann das Welken an den untersten Blättern. Nach ca. 25 Tagen waren 1 oder 2 Blättchen gelblich, nach 4 Monaten waren erst 5 Blätter von 11 dürr, die obersten 4 sogar noch tief grün.

Von oben nach unten schritt das Welken fort bei: *Miscanthus, Anemone nemorosa, Cannabis, Trifolium prat., Pisum* (Kontrollpflanze), *Lonicera tartarica, Vinca major, Crepis.*

Untere und obere Blätter welkten zur gleichen Zeit bei: *Urtica, Alliaria* (Kontrollpflanze), *Capsella b. p., Gentiana asclepiadea, Campanula rapunculoides.*

An dem einzelnen Blatte erfolgte das Abnehmen der Turgescenz von der Spitze gegen die Basis hin bei den meisten *Gramineae*, bei *Hemerocallis, Pseudonarcissus, Ficaria, Aconitum Napellus, A. Lycoctonum, Ribes rubra, Spiraea Thunb., Filipendula, Spiraea Douglasii, Fragaria, Aruncus, Trifolium prat., Geranium robert., G. silvaticum, Hypericum patulum, Helianthemum, Onothera, Chaerophyllum, Aethusa, Heracleum, Anthriscus, Stachys, Lycium, Campanula trachelium, Knautia, Crepis, Eupatorium, Tussilago, Adenostyles* und *Senecio.* Die Blüten welkten gewöhnlich zuletzt, ebenso die unreifen Früchte und deren Kelchblätter. Ausnahmen hiervon bildeten *Anemone nemorosa, Spiraea japonica, Trifolium pratense.*

Daß die lange anhaltende Turgescenz der jüngsten, über der toten Zone gelegenen Blätter, wenigstens in gewissen Fällen nur auf dem bekannten[1]) Wasserdeplacement beruht, habe ich bei

[1]) Vgl. Pringsheim, E. (1906).

den Versuchen mit *Tradescantia* nachgewiesen. Die Erscheinung an *Vinca major* macht es aber wahrscheinlich, daß die Wasserverschiebung unter Umständen auch in umgekehrter Weise vor sich geht.

Eine häufige Erscheinung, welche dem Welken vorangeht oder nachfolgt, ist die Verfärbung der Blätter, bei *Myosotis* auch der Blüten.

Die Rotfärbung, die auf der Farbenänderung des Zellsaftes beruht, trat infolge des Abtötens ein bei Versuchen mit: *Miscanthus, Rheum undulat., Aconitum Nap., Cardamine, Alchimilla, Geranium dissect., Onothera, Aegopodium, Chaerophyllum, Heracleum, Salvia, Physalis, Veronica arvensis, Verbascum, Plantago, Campanula trachelium, Knautia, Hieracium.* Dabei ist zu bemerken, daß unversehrte Pflanzen desselben Standortes die Färbung nicht zeigten, *Knautia* und *Tradescantia* ausgenommen.

Das Auftreten von rotem Farbstoff dürfte auch hier in Beziehung stehen mit einer Zunahme der Konzentration des Zellsaftes, durch welche Ansicht Overton (1899) die weitverbreitete Rotfärbung, besonders in höheren Gebirgslagen, aufzuklären suchte. In unserem Falle würde die Bereicherung des Zellsaftes möglicherweise durch die erschwerte oder verunmöglichte Ableitung der Assimilate und die verminderte Zufuhr des Wassers bedingt. Sicher nachweisbar ist die Einwirkung des Lichtes auf den Vorgang, wie die Versuche mit *Heracleum, Hieracium* u. a. zeigen.

2. Einwirkung gleicher oder ähnlicher Versuchszonen auf die Wasserleitung.

Die Versuchsstrecken konnten bei den verschiedenen Objekten nicht einheitlich gewählt werden. Dennoch ergibt sich unzweideutig, daß dieselbe Strecke bei Angehörigen der gleichen Gattung, Familie oder Ordnung sehr ungleiche Wirkungen verursachte. Nicht einmal bei den Gräsern, wo die Verschiedenheiten mehr als bei andern Familien zurücktreten, ist die Wirkung auch nur annähernd gleichartig. Stellen wir die Versuche zusammen, wo bei einer Strecke von ungefähr 10 cm die Wasserleitung mehr als 10 Tage hindurch fortdauerte, so ergibt sich folgende Reihe; dabei sind auch jene Pflanzen einbezogen, bei denen die Wasserleitung durch eine ca. 20 cm lange Zone annähernd 10 Tage anhielt.

1. *Hypericum*	22 Tage / 17 cm	7. *Sambucus*	9 Tge. / 20 cm
2. *Lycium* (Jüngere Pflzen.)	16—17 Tge. / 20 cm	8. *Rheum*	12 Tge. / 12 cm
3. *Physalis*	9 Tge. / 20 cm	9. *Bromus sterilis*	12 Tge. / 10 cm
4. *Anthriscus*	ca. 10 Tge. / 16—20 cm	10. *Spiraea Thunbergii*	11 Tge. / 13 cm
5. *Pisum*	ca. 9 Tge. / 27 cm	11. *Ampelopsis*	12—13 Tge. / 8 cm
6. *Hemerocallis*	9 Tge. / 20 cm		

Folgende Pflanzen stellten bereits nach 1 oder 2 Tagen die Wasserleitung ein, auch dann, wenn die abgetötete Zone 10 cm nicht, oder nur wenig überstieg:

1. *Polygonum virgin.* (Zweige)	0 Tag / 2,5 cm	9. *Crepis* (junge Pflze.)	1 Tg. / 5 cm
2. *Circaea lutetiana*	0 Tg. / 2,5—3 cm	10. *Narcissus pseudon.*	1 Tg. / 6 cm
3. *Ficaria*	0 Tg. / 9,5 cm	11. *Gentiana lutea*	1 Tg. / 9 cm
4. *Primula obconica*	0 Tg. / 10 cm	12. *Adenostyles*	1 Tg. / 10 cm
5. *Malva* (Blattstiele) (Wasserdampf)	½ Tg. / 10 cm	13. *Verbena*	1 Tg. / 13 cm
6. *Urtica* (Blattstiele)	ca. 1 Tg. / 2 cm	14. *Cannabis*	ca. 1 Tg. / 8 cm
7. *Campanula rap.*	1 Tg. / 2 cm	15. *Helianthus* (junge Bl.)	1—2 Tge. / 3,5—6 cm
8. *Petunia*	1 Tg. / 2 cm	16. *Primula elatior*	1—1½ Tge. / 2—7 cm

Die Hubkräfte sind also sehr verschieden. Oft greifen die lebenden Stengelelemente ganz bedeutend ein und deren Ausfall macht sich bald bemerkbar. In andern Fällen wird das Blatt oder der Sproß noch lange Zeit mit Wasser versorgt, wenn die Stengelzellen ausgeschaltet sind. Daß die Verhältnisse in jüngeren und älteren Pflanzen derselben Art verschieden sein können, zeigen die Versuche mit *Secale, Hypericum, Sambucus, Helianthus, Crepis, Anthriscus.* Bei der zuletzt genannten Pflanze veranlaßte das jugendlichere Alter langsames Welken, während sonst die gegenteilige Erscheinung auftrat. In wie weit verschiedene Blattflächen in Betracht kommen, läßt sich nur aus den Versuchen mit *Lycium* unzweideutig entnehmen. Wahrscheinlich wird aber auch bei anderen Pflanzen der Einfluß von der Größe der transpirierenden Organe sich verschieden gestalten. Ebenso läßt sich dem vorliegenden Material nicht entnehmen, ob die verschiedene Lage der toten Strecke von wesentlichem Einfluß auf die Wasserleitung ist, da wir immer mit großen individuellen Verschiedenheiten rechnen müssen.

Das allgemein gültige Ergebnis, das sich aus der Beobachtung der Versuchspflanzen ergibt, ist aber dahin zusammenzufassen, daß alle Spezies, sehr oft auch die Altersstadien derselben Art, sich verschieden verhalten. Zwischen Individuen derselben Spezies herrscht sehr große Übereinstimmung, so daß Pflanzen von gleichem Alter und Standort und mit ähnlicher Transpirationsfläche sowohl zu gleicher Zeit welken als auch dieselben Erscheinungen beim Welken aufweisen.

3. Übereinstimmendes Verhalten inbezug auf den Wassertransport bei verschiedenen Versuchszonen.

Durchgehends offenbart sich eine deutliche Beziehung zwischen der Länge der Versuchsstrecke und der Zeit, welche

von der Versuchsanstellung bis zum Welken verstreicht. Je länger die Versuchszone ist, desto rascher tritt Welken ein, je kürzer sie gewählt wurde, um so länger hält die Turgescenz an. Dieses umgekehrt proportionale Verhalten des Wassertransportes zu der Versuchszone ist allerdings auf Pflanzen desselben Alters und derselben Beschaffenheit zu beschränken. Es ist außer Zweifel, daß *Convallaria, Urtica, Ficaria, Cardamine, Oxalis, Primula elatior, Campanula rapunculoides* ebenfalls Differenzen im Welken aufweisen würden, wenn die Länge der Zonen und allenfalls die Versuchszeit anders gewählt würden. Die einzige sichere Ausnahme, einen Fall von *Papaver somniferum,* habe ich bereits S. 256 erwähnt. Wie groß die Differenz der Zonen sein muß, um einen Ausschlag im Welken zu bewirken, hängt von der Eigentümlichkeit der Pflanze ab. Im allgemeinen genügen schon Unterschiede von 2 bis 5 cm, um das Welken zu verschiedenen Zeiten zu verursachen.

III. Zur Kritik über die Abtötungsversuche.

In den vorausgehenden Abschnitten wurde die Voraussetzung gemacht, daß das Welken der Blätter dem Tode der lebenden Stengelzellen zuzuschreiben sei — sei es nun, daß diese Elemente entweder aktiv an dem Vorgang des Wasserhebens beteiligt waren, sei es, daß sie nur die Leitbahnen im leitfähigen Zustand erhalten mußten.

Es kommt nun darauf an, meine Versuche im richtigen Sinne zu deuten, zu untersuchen, ob durch das Abtöten Veränderungen entstanden sind, die das Aufsteigen des Saftes verunmöglichten, oder ob der Verlust der Leitungsfähigkeit der Wasserbahnen einzig in dem Ausschalten der lebenden Stengelzellen seinen Grund hat.

Gegen das Welken der Blätter oberhalb einer abgetöteten Strecke als Argument dafür, daß vitale Vorgänge in den Ästen und Stengeln beim Saftsteigen eingreifen, wurde des öftern schon Einsprache erhoben. Es muß mir natürlich ferne liegen, alle Schwierigkeiten, welche in dieser Hinsicht ins Feld geführt wurden, zu beleuchten. Es genügt, wenn jene Argumente hier besprochen werden, für welche einige Wahrscheinlichkeit geltend gemacht werden kann. In neuerer Zeit wurden die Abtötungsversuche und deren Beweiskraft für eine Beteiligung lebender Zellen am Saftsteigen besonders von Jost (1905 a b), Dixon (1905, 1909) und Czapek (1906, 1907) in Frage gezogen. Jost beruft sich auf die bekannten Experimente von Hales und auf eigene Versuche mit abgeschnittenen Pflanzen. Gerade dieser Umstand erlaubt aber keinen Schluß auf das Verhalten intakter Pflanzen. Mehr Bedeutung hat die andere Bemerkung Jost's, daß beim Kochen möglicherweise die Gefäßwand oder der Gefäßinhalt Veränderungen erfährt. Dixon schreibt das Welken der Blätter zum großen Teil giftigen

oder plasmolysierenden Substanzen zu, welche von den toten Partien her in die Blattzellen einwandern, zu einem Teil auch Substanzen, welche durch das Abtöten entstehen konnten und die Leitungsbahnen verlegten, zu einem andern Teil endlich dem Bruch der Wassersäulen. Czapek spricht in seinem Referat über „Die Ernährungsphysiologie der Pflanzen seit 1896“ von „großen Schwierigkeiten“ für die Verwertung der Abtötungserfolge. Worin diese Schwierigkeiten bestehen, läßt sich einer späteren Rezension desselben Autors über die Abtötungsversuche Ursprung's entnehmen. Daselbst sagt er: „Es ist ebensowenig von der Hand zu weisen, daß in den abgetöteten Zweigstrecken mit der Zeit physikalische Störungen, wie Austrocknen der Zellwände, Verstopfungen der Gefäßräume auftreten, welche selbst dann die Leitung des Wassers beeinträchtigen müssen, wenn die toten Zellen an und für sich noch leitungsfähig wären.“ (1907, S. 372.)

In der folgenden Diskussion möchte ich nun auf die vorgebrachten Momente eingehen. Ich will es aber in anderer Reihenfolge tun, um Wiederholungen zu vermeiden.

Die Bedenken gegen die Verwertung der Abtötungsversuche lassen sich dahin zusammenfassen, daß nachteilige Veränderungen auftreten können in den Leitungsbahnen, sei es in der getöteten oder noch lebenden Partie, oder in den Blattzellen, welche auf das Leitungswasser eine saugende Wirkung ausüben. Veränderungen in den Wurzeln kommen nicht in Betracht, ebensowenig wie in den Stengel- und Astzonen, welche unter der abgetöteten Strecke liegen. Denn bei allen meinen Versuchspflanzen konnte ich keine schädliche Wirkung, welche von der getöteten Zone her nach abwärts sich fortpflanzte, wahrnehmen. Die Schosse, welche aus dem Wurzelstock entsprossen, und die unteren Seitenzweige der getöteten Stengel entwickelten in normaler Weise Blüten und Früchte und bewahrten während der ganzen Zeit der Beobachtung ihr normales Aussehen.

Im Blatt können Veränderungen hervorgerufen werden durch das erwärmte Leitungswasser und die zum Abtöten angewandte giftige Lösung, welche eventuell emporsteigen und die lebenden Blattzellen beschädigen. Es ist auch denkbar, daß Luftsäulen der Jaminschen Ketten durch das Erhitzen in bedeutender Menge in die Blätter gepreßt werden und Welken veranlassen. Veränderungen der dritten Art werde ich zusammen mit den Veränderungen in den Leitungsbahnen im folgenden Abschnitt besprechen. Veränderungen der zweiten Art kommen schon deshalb nicht in Betracht, weil ich nur Ergebnisse von Äther- und Xylolversuchen anführe, welche mit jenen der Wasserdampfversuche übereinstimmen, den erstern also geringe Beweiskraft zumesse. Wasser von so hoher Temperatur, daß eine Schädigung der lebenden Blattzellen eintreten mußte, kann ebenfalls nicht in die Blätter gelangt sein, weil dieselben viel zu spät welkten, als daß man auf eine solche Ursache schließen dürfte, einige Ausnahmen abgerechnet. Aber gerade diese Ausnahmen, wo unmittelbar nach dem Abtöten die Blätter welkten, sprechen nicht für eine Schä-

digung der lebenden Zellen. Denn in jedem Falle erholten sich die Blätter wieder und das endgültige Welken trat erst 3 bis 12 Tage nach dem Abtöten ein. Da das endgültige Welken gleichzeitig und gleichartig vor sich geht, ob man das erstmalige nun verhindere oder nicht, ist eine Schädigung durch das aufsteigende warme Wasser ausgeschlossen.

Hier möge nun die von Dixon (1905) supponierte Einwirkung giftiger und plasmolysierender Substanzen besprochen werden. Ursprung (1906 b) hatte zwar die Unzulänglichkeit von Dixon's Erklärung dargelegt, indem er u. a. an Impatienspflänzchen die verschiedenartigen Wirkungen des Pflanzendekoktes und einer $CuCl_2$-lösung zeigte und für den ersten Fall die Verstopfungen als bewirkende Ursache des Welkens nachwies. Die Ausführungen Ursprung's mußten aber Dixon nicht überzeugt haben; denn neuerdings (1909) hält er an seiner Ansicht fest, daß „the fading of the leaves — — — — is probably largely due to the introduction of poisonous or plasmolysing substances into the leaves from the dead cells.“ (1905, S. 12.)

Als experimentelle Beweise für seine Behauptung führt Dixon die Tatsache an, daß das Welken der abgetöteten Pflanzen nicht identisch sei mit den Welkerscheinungen an abgeschnittenen Pflanzenteilen, Erscheinungen, welche er an *Populus, Tilia microphylla, Syringa vulgaris, Salix viminalis* und *Acer pseudoplatanus* auch mikroskopisch verfolgt hat. Dixon hat gefunden, daß das Mesophyll der Blätter und die Tracheenwände aus den Blattnerven der abgetöteten Zweige vor dem Schrumpfen und Welken sich verfärben, während bei abgeschnittenen Objekten das Schrumpfen eintritt, wenn die Blätter noch grün sind. Dieser Kontrast führt Dixon wieder zu der von Vesque (1885) vertretenen Ansicht, wonach in dem einen Falle die Blätter welken, weil sie sterben, in dem andern Falle aber sterben, weil sie welken.

Einen andern Anhaltspunkt für seine Ansicht findet Dixon darin, daß Blätter, welche direkt unter der abgetöteten Strecke inseriert waren, dieselben Erscheinungen aufwiesen wie jene oberhalb der getöteten Zone.

Was nun den letztern Punkt anbetrifft, konnte ich diese Beobachtung bei keiner von den 800 Versuchspflanzen machen. Die Blattstiele und Stengel unterhalb und oberhalb der getöteten Zone blieben noch lange turgescent, wenn die Blätter schon lange welkten. Mikroskopisch untersucht, wiesen sie keine Veränderungen auf, wenn im Blatte das Chlorophyll bereits gelb geworden war. Dieses Verhalten ist unmöglich, wenn die toten Zellen Gifte oder plasmolysierende Substanzen ausscheiden.

Die Erscheinungen in den Mesophyllzellen und Tracheen der Blattnerven sind die bekannten Absterbeerscheinungen und lassen sich ebenso leicht von Wassermangel als von giftigen Substanzen herleiten. Daß die Welkerscheinungen bei abgeschnittenen und abgetöteten Zweigen nicht dieselben sein müssen, ist schon a priori ersichtlich, wenn man bedenkt, daß in dem einen Fall die Wasserbahnen nicht geöffnet wurden und durch die toten Strecken

immer noch Wassermengen den Blättern zufließen. Doch ist der Gegensatz weder so allgemein noch so ausgeprägt, wie man nach Dixon's Beschreibung glauben möchte. Bei einer sehr großen Anzahl war von einem Unterschied überhaupt nichts zu sehen, besonders dann nicht, wenn die Versuchszone bedeutende Länge besaß. Gerade dieser Umstand spricht aber gegen Dixon's Erklärung. In diesem Falle nämlich, wo mehr von den angeblich giftigen Substanzen hätte gebildet werden müssen, mußten die erwähnten Erscheinungen besonders charakteristisch auftreten. Es dürfte also eine mißliche Sache sein, auf den Gegensatz zwischen den Welkerscheinungen der abgeschnittenen und der abgetöteten Zweige und Pflanzen eine Erklärung des Welkens begründen zu wollen.

Ferner ist die Annahme einer Vergiftung nur dann berechtigt, wenn der Ausfall des Wassertransportes zu den Blättern erst einige Zeit nach dem Abtöten beginnt. Denn die Bildung des Giftes in der getöteten Zone, dessen Transport zu den Transpirationsorganen, die Einwirkung derselben auf die Blattzellen und die Reaktion derselben auf die Wasserleitung müssen zeitlich auseinander liegen. Die Zeitgrenzen lassen sich allerdings nicht bestimmen. Kann aber nachgewiesen werden, daß der Kräfteausfall unmittelbar mit dem Abtöten in vollem Umfange eintritt, dann liegt die Ursache hiervon nicht in den Blattzellen, sondern resultiert direkt aus der getöteten Partie. Es wird also der eingetretene Wassermangel die Veränderungen im Blatt verursachen und nicht umgekehrt. Den Beweis hierfür werde ich zu erbringen suchen, nachdem ich die Veränderungen in den Leitungsbahnen, welche den Wassertransport schädigen können, erörtert habe.

Nach Czapek wären physikalische Störungen in der „Austrocknung der Zellwände", in „Verstopfungen der Gefäßräume", nach Jost in „Verschiebung der Jaminschen Ketten", in „wichtigen physikalischen Veränderungen an der Membran, auch wenn man diese mit dem Mikroskop nicht sieht", begründet. Jost versteht darunter wahrscheinlich Änderungen der mizellaren und kapillaren Eigenschaften der Gefäßwände.

Fragen wir zunächst, ob wir mit Grund nachteilige Veränderungen der Gefäßwände annehmen können. Nach den Untersuchungen Schwendener's (1892, S. 911) mit Stielen von *Nymphaea alba,* mit der Epidermis von *Tulipa* und mit Gefäßröhren von der Weinrebe geht hervor, daß die Imbibitionsfähigkeit der Wand und deren mizellare Struktur ohne Belang ist für die Wasserbewegung, in Kapillaren. Daß aber die Benetzbarkeit der Wände, welche für das Wassersteigen von Bedeutung ist, durch den Abtötungsvorgang nicht vermindert wird, liegt auf der Hand (vgl. Ursprung, 1906 a, S. 511). Das Austrocknen der Zellwände, falls es wirklich bis zum Zeitpunkt des Welkens eintreten sollte, wäre nicht Ursache, sondern bereits eine Folge des geschwächten Wassertransportes. Indes ist ein solches Austrocknen sehr unwahrscheinlich. Die mikroskopische Untersuchung an *Arum* und an den Blattstielen von *Ampelopsis* zeigte, daß die Gefäße in ihrer größeren Anzahl

teilweise oder ganz mit Wasser erfüllt waren, trotzdem deutliches Welken eingetreten war. Dieselben Momente müssen gegenüber dem Schrumpfen der Krautstengel und Blattstiele, soweit sie abgetötet waren, geltend gemacht werden. Oft trat deutliches Welken auf, wenn die Stengel ziemlich ihren normalen Querschnitt bewahrt hatten; oft waren die getöteten Zonen scheinbar ganz ausgetrocknet, das Welken aber blieb immer noch aus, trotzdem die Blätter sehr empfindlich waren. Der Umstand endlich, daß die Großzahl der Versuchspflanzen keinen Unterschied in den Welkerscheinungen zeigt, ob die getötete Zone mit Baumwachs, Asphaltlack oder Paraffin luftdicht verkleidet wurde oder nicht, scheint mir ebenfalls den Vorwand des Austrocknens gegenstandlos zu machen.

Es kommen nun die Änderungen im Gefäßinhalt in Frage wie Gefäßverstopfungen, Veränderungen im Luft- und Wassergehalt der Leitungsbahnen, Verengung der Gefäßlumina, — Verschiedenheiten, welche mit den Veränderungen der Gefäßwände notwendig eine Änderung des Filtrationswiderstandes nach sich ziehen müssen, wenn sie existieren. Es würde also genügen, vergleichende Messungen genannter Widerstände anzustellen, um eine ausreichende Antwort zu geben. Weil mir aber die Messungen des Filtrationswassers nur bei Sträuchern und Stauden möglich waren, so muß auf die Einzelheiten eingegangen werden.

Bei Holzpflanzen ist die Bemerkung von Czapek (1907, Sp. 392), daß die mikroskopische Untersuchung von den Verlegungen der Leitungsbahnen nur ein sehr unvollkommenes Bild geben kann, nicht ganz unberechtigt.

Bei Krautpflanzen ist man aber in der Lage, ohne Schwierigkeit alle Gefäßbündel genau zu prüfen. Der Ort, wo die Verstopfungen auftreten müßten, ist die Grenzpartie der getöteten und lebenden Zone. In erster Linie kommen schwer diffundierbare Substanzen in Betracht, welche durch das Abtöten aus dem Zellkörper oder den Zellwänden ausscheiden und an gewissen Stellen der Gefäße sich ansammeln und den Durchtritt des Wassers verunmöglichen. Auch Thyllen könnten von Wichtigkeit in unserer Sache werden, insofern sie, durch das Abtöten angeregt, von den Parenchymzellen gebildet werden und die Leitungsbahnen gegen die getötete Zone hin abschließen. Auch sie müßten vermutlich an den Grenzen von toten und lebenden Zonen auftreten, und zwar bald nach der Behandlung des Astes mit Wasserdampf (Wieler, 1888; Weber, 1885).

Auf bedeutende Verstopfungen bin ich nur bei ganz wenigen Versuchen mit Holzpflanzen gestoßen, welche ich aber von unserer Betrachtung ausschloß. Bei Krautpflanzen habe ich auffälligerweise selten Verstopfungen beobachten können, und in keinem Falle waren sie derart, daß von einer Verlegung der Leitungsbahnen die Rede sein kann.

Um über allfällige Veränderungen im Luft- und Wassergehalt der Leitungsbahnen mir Rechenschaft geben zu können, habe ich parallel zu den Abtötungsversuchen bei den meisten Krautpflanzen die Stengel oder Blattstiele auf ihren Gefäßinhalt

geprüft. Soll nun eine schädliche Wirkung aus einer Verschiebung oder Vereinigung von Luftblasen hervorgehen, so müssen natürlich Jaminsche Ketten vorhanden sein. Es zeigte sich aber, daß viele Kräuter in ihren Gefäßen z. Zeit der Versuche überhaupt keine Luft führten, so z. B. *Raphanus sativus*, untersucht am 1. 7., $5^1/_2$ Uhr abends; *Cardamine prat.*, 22. 5., 5 Uhr abends; *Tussilago*, 18. 9., 3 Uhr abends; *Adoxa*, 10. 6., 3 Uhr abends; *Veronica hederifolia*, 7. 6., 6 Uhr abends; *Filipendula lobata*, 23. 7., $9^1/_2$ Uhr vorm.; *Stellaria*, 22. 5., 11 Uhr mittags; *Rumex*, 28. 5., 6 Uhr abends; *Hemerocallis*, 23. 7., $11^1/_2$ Uhr mittags; *Bromus sterilis*, 22. 5., 4 Uhr abends; *Dactylis glom.*, 21. 6., 5 Uhr abends; *Bromus hordeaceus*, 25. 6., 8 Uhr vorm.; *Viola odorata*, 31. 5., 4 Uhr nachm.; *Aegopodium*, 21. 5., $7^1/_2$ Uhr morgens; *Gentiana asclepiadea*, 18. 9., $9^1/_2$ Uhr vorm.; *Convallaria*, 31. 5., $3^1/_2$ nachm.

Bei den übrigen Pflanzen schwankte der Luftgehalt bedeutend. Die Gesamtlänge der Luftsäulen in den Gefäßen eines Schnittes überstieg jedoch selten den vierten oder dritten Teil von der Länge der Wasserfäden. Hier könnten also Veränderungen des Gefäßinhaltes in Betracht kommen, sei es nun, daß die Luftblasen in den Stengeln gegen das Blatt hin verschoben wurden, sei es, daß mehrere Luftblasen zu einer einzigen von bedeutender Größe sich vereinigten und den Wasseraufstieg hinderten. Meines Erachtens fehlt aber dennoch die sichere Grundlage für jede der beiden Objektionen. Bei der geringen Bewegungsgeschwindigkeit der Luft in Kapillaren von der Beschaffenheit der Gefäße (vgl. F. v. Höhnel, 1877) und bei den zahlreichen geschlossenen Scheidewänden der Gefäße in krautigen Stengeln ist die Annahme ebenso berechtigt, daß die Luftblasen beim Erhitzen auf weitere Distanzen eine Verschiebung des Gefäßinhaltes nicht veranlassen, sondern daß durch den entstehenden Druck das Gefäßwasser zum Teil in die Intercellularen gepreßt wird, um bei der Abkühlung wieder in die Gefäße eingesogen zu werden. Ich habe an *Arum*, *Convallaria*, *Begonia*, *Malva* und *Ampelopsis* den Luft- und Wassergehalt in unverletzten und abgetöteten Blattstielen untersucht, konnte aber in den Gefäßen einen Unterschied nicht feststellen.

Diese Tatsachen machen eine Verschiebung des Gefäßinhalts unwahrscheinlich. Aber auch dann, wenn sie vor sich geht, kann sie unmöglich von einer schädlichen Wirkung für den Wassertransport sein. Das Welken der Blätter tritt auch hier viel zu spät ein und es müßten Pflanzen einer und derselben Spezies, welche auf gleiche Länge abgetötet wurden, zu verschiedenen Zeiten welken, je nachdem sie am Morgen, zur Zeit größter Saftfülle, oder gegen Abend, zur Zeit des größten Saftgehaltes, abgetötet werden. An *Malva*, *Papaver*, *Alliaria* wurden in dieser Hinsicht Versuche angestellt; ein Unterschied aber konnte nicht beobachtet werden.

Das Gesagte dürfte auch gegen die Vermutung Dixon's (1905) sprechen, daß durch das Abtöten die Wasserfäden unterbrochen werden. Daß übrigens weder das Vorhandensein, noch die Notwendigkeit kontinuierlicher Wassersäulen bewiesen ist, hat Ursprung gegenüber Dixon betont, und die Thatsache, daß verschiedene

Methoden, die lebenden Zellen des Stengels auszuschalten, dieselbe Wirkung hervorrufen, läßt sich auch aus meinen Versuchen ersehen. Überdies konnte ich bei *Rumex, Myosotis* und *Stellaria* feststellen, daß selbst 2 bis 3 Tage nach dem Abtöten die Gefäße oberhalb der getöteten Strecke noch vollständig mit Wasser gefüllt waren.

Hier möge auch erwähnt sein, daß ich die Angaben von Volkens (1882, S. 18) und Strasburger (1893, S. 54), welche in den weiten Gefäßen zumeist mehr Luft als in den engeren fanden, bei meinen Beobachtungen bestätigen konnte. Jedoch fand ich einzelne ebenso sichere Ausnahmen. So führten *Möhringia, Veronica arv., Aegopodium, Lonicera caprifol., Secale* und *Chaerophyllum* zur Zeit der Untersuchung in den engen Gefäßen sehr viel Luft (bis zu $^8/_{10}$ des Gefäßinhaltes), während die weiten Gefäße keine oder ganz unbedeutende Luftmengen enthielten. Sonst aber ist die Luft- und Wasserverteilung sehr unregelmäßig.

Die gemachten Erörterungen dürften gezeigt haben, daß eine begründete Schwierigkeit für die Verwertung der Abtötungsversuche nicht besteht. Weil aber andere ungenannte Faktoren ins Feld geführt werden können, stellte ich an geeigneten Objekten meines Untersuchungsmateriales Messungen des Filtrationswiderstandes an. Wie bereits bemerkt, läßt sich derselbe bei krautartigen Pflanzen nicht oder nur schwierig bestimmen. Die geringe Zahl und Lumenweite der Gefäße und die vielen Querwände sind schuld daran und bewirken, daß schon bei $^1/_8$ Atmosphärendruck das Wasser seitlich aus den Stengeln oder Blattstielen austritt. Die Messungen geschahen in der Weise, daß je 2 gleichgeartete Stengelstücke in den Filtrationsapparat eingespannt wurden. In bestimmten Zeiträumen wurden die filtrierten Wassermengen gemessen. Einer von den Stengeln wurde dann auf eine gewisse Strecke mit Wasserdampf abgetötet, so daß aber die unterste und oberste Grenzpartie von ca. 5 cm Länge noch lebend war und dann wurde für dieselbe Zeit, wie vorher, die durchgepreßte Wassermenge gemessen. Aus einer Anzahl von Versuchen mit *Aruncus* greife ich folgenden heraus:

Zeit des Versuches 4. Oktober. Beobachtungsintervall 50 Min. Länge der Stengelstücke 15 cm. Abgetötete Strecke des Versuchsstengels 5,5 cm.

Zeit des Versuches	Filtrierte Wassermenge	
	Durch den Versuchszweig	Durch den Kontrollzweig
4^{35}—5^{25}	0,2 cm^3	1,0 cm^3
6^{0}—6^{50}	0,3 cm^3	1,5 cm^3

Um 5^{30} wird der Stengel mit Wasserdampf getötet.

Ganz ähnlich fielen die Versuche aus mit *Aristolochia sipho, Sambucus nigra, Lycium, Vinca major, Lonicera caprifolium.* Zwischen Kontrollpflanzen und Versuchspflanzen war ein wesentlicher Unterschied nicht zu beobachten, so daß nach dem Abtöten durch den getöteten Ast nicht weniger Wasser filtrierte als vorher.

Es kam mir darauf an, zu erfahren, ob bis zum mutmaßlichen Zeitpunkt des Welkens in dem Versuchsast die Verhältnisse sich wesentlich änderten im Vergleich zum Kontrollast. Die Versuche geschahen in der vorigen Art und Weise, wurden aber so lange als möglich fortgesetzt. Bei abgetöteten und unversehrt gebliebenen Versuchsästen nahm der Filtrationswiderstand ohne Unterschied rasch zu. Bei Holunder konnte bereits am dritten Tag eine Filtration des Wassers nicht mehr konstatiert werden, trotzdem die Schnittflächen stets sorgfältig erneuert wurden und das Filtrationswasser ohne Unterbruch durch die Äste gepreßt wurde. Bei *Aristolochia*, *Lycium* und *Caprifolium* dagegen fielen die Resultate in positivem Sinne aus. Vom 10. Oktober, wo ich diese Filtrationsversuche begann, liegen mir zwar keine Abtötungsresultate an beblätterten Pflanzen vor. Doch dürfen wir mit Grund annehmen, daß bei Versuchszonen von 20 bis 30 cm Länge die Blätter an jüngeren Zweigen von *Aristolochia*, *Lycium* und *Caprifolium* spätestens bis zum 5. Tage nach dem Abtöten die ersten Zeichen des Wassermangels gezeigt haben würden. Denn mit dem Vorschreiten der Vegetationsperiode tritt das Welken sehr rasch auf.

Es zeigte sich nun, so lange überhaupt die Messungen ausgeführt werden konnten, daß kein Unterschied besteht in Bezug auf den Strömungswiderstand zwischen Versuchs- und Kontrollzweigen, oder daß wenigstens die Größe dieses Widerstandes bei getöteten Stengeln nicht rascher ansteigt, als bei unversehrt gebliebenen. Belege hierfür bietet die folgende Tabelle. Die oberste horizontale Zahlenreihe gibt Werte, die alle von den lebenden Stengelstücken stammen. Nach diesen ersten Messungen wurden die mit * bezeichneten Stengel abgetötet und zwar:

Aristolochia No. 1 auf 18 cm; *Aristolochia* No. 3 auf 12 cm; *Lonicera* No. 1 auf 30 cm; *Lycium* No. 1 auf 18 cm.

Die Länge der Stengelstücke betrug bei *Aristolochia* No. 1 und No 2: 25 cm und 27 cm bei No. 3 und 4; bei *Lonicera* (No. 1 und 2) 65 cm; bei *Lycium* (No. 1 und 2) 26 cm.

Das Wasser floß ohne Unterbruch durch den Stengel. Jeden Tag wurden ungefähr zu denselben Stunden 2 bis 4 vergleichende Messungen angestellt, wovon je ein Ergebnis mitgeteilt wird. Die Filtrationsdauer betrug 1 Stunde.

Zeit der Messung	Aristolochia				Lonicera		Lycium	
	No. 1	No. 2	No. 3	No. 4	No. 1	No. 2	No. 1	No. 2
je 60 Min. am 10. 9.	2,1 cm³	1,4 cm³	3,8 cm³	7,75 cm³	0,6 cm³	1,0 cm³	0,3 cm³	0,4 cm³
11. 9.	3,7 *	0,75	4,0 *	3,9	0,3 *	1,2	0,15 *	0,3
12. 9.	4,0	0,6	3,3	5,0	0,2	06,	0,15	0,1
13. 9.	1,2	0,45	2,8	7,0	0,2	0,45	0,10	0,2
14. 9.	1,0	0,40	3,0	6,2	0,15	0,4	0,20	0,3
15. 9.	0,5	0,3	1,2	5,4	0,2	0,25	—	—
16. 9.	1,05	0,4	1,7	3,1	0,1	0,25		
17. 9.	1,05	0,6	1,8	3,1	0,2	0,30		
18. 9.	—	—	1,7	3,0	—	—		
	1/2	3/7	1/2	ca. 1/2	1/3	ca. 1/3	2/3	3/4

Die Bruchzahlen, welche die Filtrationsgröße am Schluß der Versuche im Vergleich zur ursprünglichen angeben, zeigen deutlich, daß die Filtrationsfähigkeit in lebenden und toten Stengeln wesentlich in gleichem Maße abnimmt. Eine Änderung wird also durch den Abtötungsprozeß nicht verursacht. Diese Tatsache hat neuestens (1909) auch Dixon konstatiert. Er hatte, die Filtrationsbestimmungen Ewarts ergänzend, an lebenden Aststücken von *Syringa vulgaris* den Strömungswiderstand in der umgekehrten Richtung zum normalen Saftstrome gemessen. Dasselbe geschah, nachdem der Ast auf eine bestimmte Strecke abgetötet worden war. Ein Unterschied konnte von Dixon nicht beobachtet werden trotz der Genauigkeit seiner Methode. Hierdurch wird aber sehr wahrscheinlich gemacht, daß auch das Welken der Blätter durch sekundäre Veränderungen in den Gefäßen nicht bedingt wird, sondern daß die Ausschaltung der lebenden Stengelzellen die Ursache der Welkerscheinung ist.

Diese Folgerung wird um so zwingender, wenn wir den Zeitpunkt etwas näher verfolgen, wann eigentlich das Defizit in den Transportkräften eintritt. Ich suchte dies auf dem folgenden Wege zu erfahren. Es wurde an einigen Pflanzen die Wasseraufnahme gemessen; nachher wurden die Stengel auf eine gewisse Länge getötet. Die Änderung in der Wasseraufnahme, welche nach den Versuchen von Kosaroff (1897) zu erwarten war, konnte dann einigen Aufschluß erteilen.

Zur Ausführung des Versuches wurden mehrere ähnlich gebaute Apparate verwendet, welche sämtlich Modifikationen des Pfeffer'schen Transpirationsapparates[1]) darstellten. Als Versuchsobjekte dienten möglichst intakte Pflanzen von *Arum maculatum, Phaseolus multiflorus, Malva neglecta, Convallaria majalis* und *Physalis alkekengi*, welche, sorgfältig aus dem Boden gehoben, erst in den Apparat eingeschlossen wurden, nachdem sie 3 bis 12 Tage in Wasser gestanden hatten, ohne die geringsten Anzeichen einer Schädigung zu offenbaren. Von jeder Spezies werden zwei ähnlich gestaltete Exemplare benutzt. Das eine blieb während der ganzen Versuchszeit völlig unversehrt, die Stengel des anderen wurden zu bestimmter Zeit auf eine gewisse Strecke mit Wasserdampf abgetötet. Um einen luftdichten Verschluß zu erzielen, wurde der Stengel mit dem von Detmer (Pflanzenphysiol. Praktikum. Jena 1905. S. 38.) angegebenen Material in den Kork eingekittet. Die Wasserabgabe wurde durch Wägung bestimmt, die Wasseraufnahme volumetrisch. Die Beobachtungsfehler, welche infolge der Temperaturunterschiede entstehen konnten, wurden dadurch ausgeglichen, daß die Apparate für die Versuchs- und Kontrollpflanzen dieselbe Form und Größe besaßen. Die Messungen an beiden Arten von Pflanzen geschahen gleichmäßig in regelmäßigen Zeitintervallen.

Ich gebe in nachfolgender Tabelle die Resultate mit *Arum* wieder. Der Versuch dauerte eigentlich bis zum Eintritt des Welkens. Hier interessiert uns aber nur der Verlauf des ersten

[1]) Physiologie. I. 223. Fig. 30.

Tages. Beobachtungsintervall 30 Minuten. Zeit des Versuches: 16. April, 7 30 bis 12 Uhr vormittags und 2 bis 6 Uhr nachmittags. Die Zahlen links beziehen sich auf die abgetötete, jene rechts auf die unverletzt bleibende Pflanze. Das Abtöten des Stengels erfolgte um 10 Uhr. Abgetötete Zone 8 cm; 2 bis 10 cm über dem Korke.

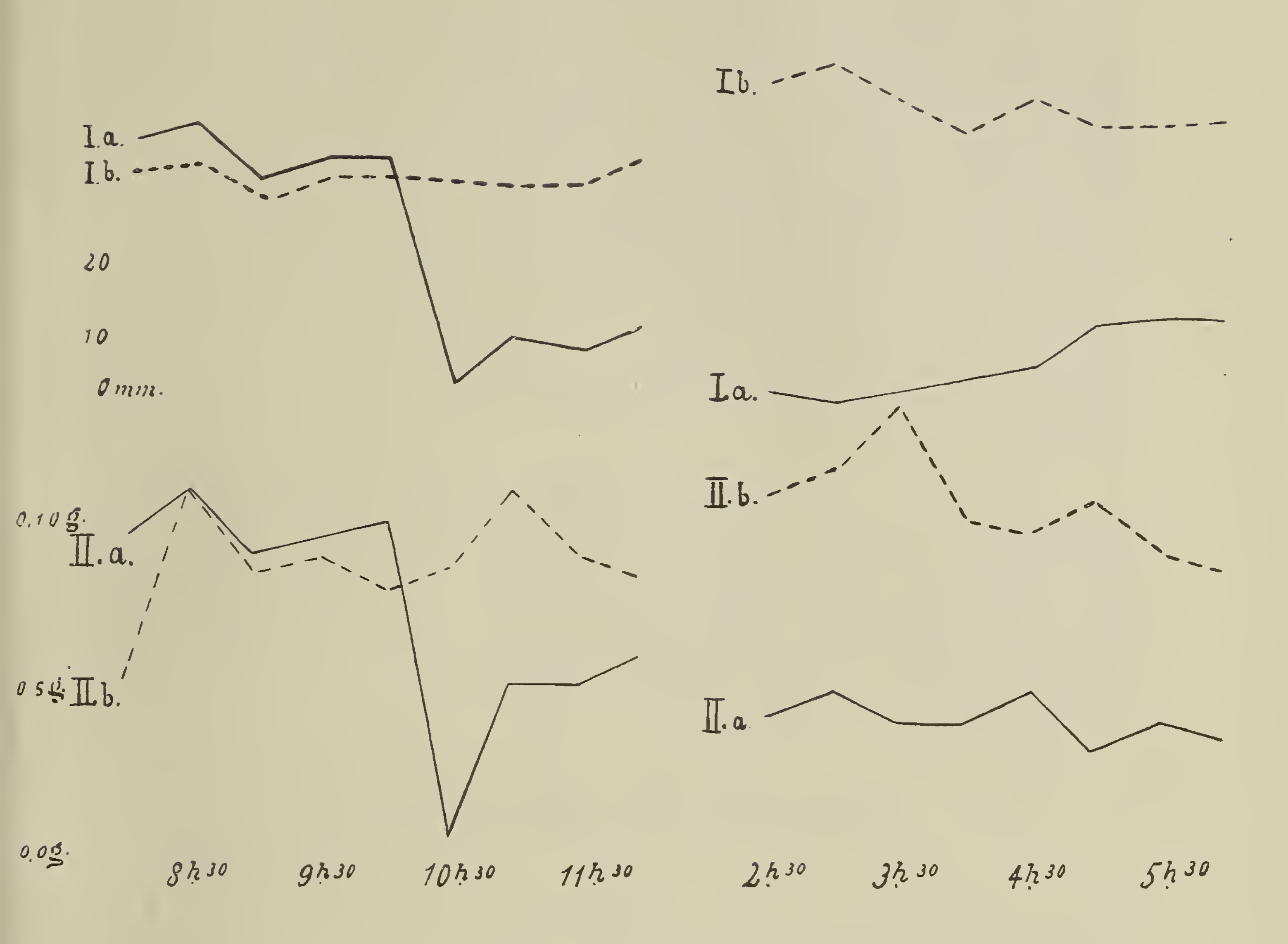
Versuchspflanze					Kontrollpflanze	
Zeit. Uhr	Wasseraufnahme in Vol.-Einheiten	Wasserverlust in gr.	Luftfeuchtigkeit	Lufttemperatur	Wasseraufnahme in Vol.-Einheiten	Wasserverlust in gr.
7 30 — 8	42 mm	0,095 g	51 %	18° C.	36 mm	0,050 g
8 — 8 30	44	0,110	52	18	37	0,110
8 30 — 9	35	0,090	52	18	32	0,085
9 — 9 30	38	0,095	52	18	35	0,090
9 30 —10	38	0,10	52	18,5	35	0,080
10 —10 30	2	0	53	18,5	34	0,085
10 30 —11	10	0,050	54	18	33	0,110
11 —11 30	8	0,050	54	18	34	0,090
11 30 —12	12	0,060	54	18	38	0,085
2 — 2 30	2	0,040	54	18,5	50	0,110
2 30 — 3	0	0,050	54	18,5	53	0,120
3 — 3 30	2	0,040	54	19	47	0,140
3 30 — 4	4	0,040	53	18,5	43	0,105
4 — 4 30	6	0,050	52	18,5	48	0,100
4 30 — 5	12	0,030	51	18,5	44	0,110
5 — 5 30	14	0,040	52	18	44	0,095
5 30 — 6	14	0,035	54	18	45	0,090

Dieser quantitative Versuch zeigt deutlich, daß der Wassertransport sehr rasch und in bedeutendem Maße herabgesetzt wird zu einer Zeit, wo sekundäre Veränderungen erst entstehen mußten, oder ihre Wirksamkeit noch nicht in diesem Umfange entfalten konnten. Demnach und besonders, wenn wir noch die Ergebnisse der Filtrationsversuche heranziehen, wird es höchst wahrscheinlich, daß weder eine Vergiftungserscheinung, noch eine Verschiebung des Gefäßinhaltes, noch eine Verlegung der Wasserbahnen durch Verstopfungen im Spiele ist. Auch die unbewiesene Voraussetzung Dixons, daß die kontinuierlichen Wassersäulen durch das Abtöten unterbrochen würden, dürfte hinfällig werden.

Die Ursache des plötzlich eintretenden Defizites im Wassertransport, ist also in dem Ausfall der Energie, welche von den lebenden Stengelzellen geliefert wurde, zu suchen. Daraus erklärt sich auch die Tatsache, daß der Wassertransport nach dem Abtöten innerhalb engeren Grenzen schwankte und auch nur die halbe Höhe des früheren Wertes nicht mehr erreichte, bis kurz vor dem Welken die Wasserleitung gänzlich eingestellt wurde.

Für *Malva*, *Phaseolus*, *Convallaria* und *Physalis* ergaben sich ähnliche Resultate. Beispielsweise sind die Ergebnisse mit *Arum*, *Physalis* und *Convallaria* in den nebenstehenden Tafeln 1 und 2 graphisch dargestellt. Die Ordinaten bedeuten die Wassermengen,

Tafel 1.



Tafel 2.

20
I a. b.
10
0 mm.
b.
a.
2h 10 2h 30 2h 50 3h 10 3h 30 3h 50 4h 10 4h 30

15
10
II b. a.
5
0 mm.
b.
a.
2h 10 2h 30 2h 50 3h 10 3h 30 3h 50 4h 10 4h 30

welche in bestimmten Zeiten aufgenommen wurden, die Abszissen die genannten Zeitabschnitte. Bei *Arum* ist in ähnlicher Weise die Wasserabgabe eingetragen. Daß die Wasseraufnahme unmittelbar nach dem Abtöten unter 0 sinkt, dürfte nach den gemachten Auseinandersetzungen erklärlich sein. Die Kurve für die Wasserabgabe von *Arum* ist insofern interessant, indem sie zeigt, wie die Pflanzen auf den Ausfall des Wassertransportes reagieren können und imstande sind, denselben bis zu einem gewissen Grade auszugleichen durch Herabsetzen der Transpiration.

In diesen Erörterungen glaube ich, die Schwierigkeiten, welche mit Grund gegen die Beweiskraft der Methode ins Feld geführt werden können, richtig gewertet zu haben. Bei der indirekten Beweisführung ist natürlich ein Beweis zur Evidenz nicht zu leisten.

Doch ist m. E. die Interpretation meiner Abtötungserfolge, in dem Sinne nämlich, daß die lebenden Stengelzellen bei Kräutern und Stauden am Saftsteigen beteiligt sind, die einzig richtige und zur Erklärung der Tatsachen ausreichende. Die Abtötungsmethode hat denn auch von kompetentester Seite (Schwendener, Vorlesungen, 1909. S. 80) ihre Anerkennung gefunden.

Erklärung zu Tafel 1 und 2.

Tafel I.

Wasseraufnahme und -abgabe von *Arum maculatum* vor und nach dem Abtöten.

I. = Wasseraufnahme. a. = Pflanze, welche um 10 Uhr auf 8 cm Länge mit Wasserdampf abgetötet wurde.
b. = Pflanze, welche während der ganzen Versuchszeit unversehrt bleibt.

II. = Wasserabgabe. a. } b. } wie oben.

Tafel 2.

Wasseraufnahme von *Physalis* und *Convallaria* vor und nach dem Abtöten.

I. = *Physalis alkekengi*. a. = Pflanze, deren Stengel um 3 Uhr und 10 Min. auf 6,5 cm Länge mit Wasserdampf abgetötet wurde.
b. = unversehrte Pflanze.

II. = *Convallaria majalis*. a. = Pflanze, deren Blattstiele um 2 Uhr und 50 Min. auf 4,5 cm Länge mit Wasserdampf abgetötet wurde.
b. = unversehrte Pflanze.

Zusammenfassung und Schluß.

Die wichtigsten Resultate aus vorliegender Arbeit sind folgende: Ein Unterschied zwischen hohen Bäumen und niedrigen Pflanzen ist, was die Mitwirkung der lebenden Zellen am Saftheben anbelangt, nicht anzunehmen. Die Untersuchung an 125 verschiedenen Arten unserer einheimischen phanerogamen Kräuter, Stauden und Sträucher ergab, daß die lebenden Elemente notwendig sind zum ausreichenden Wassertransport sowohl in Blattstielen, als in Pflanzenstengeln. Wird eine lebende Zone abgetötet oder auf andere Art ausgeschaltet, so hält die Wasserleitung gewöhnlich noch eine Zeit lang an, wenn auch in vermindertem Maße. Auch bei ganz kurzen Versuchsstrecken macht sich der Ausfall der lebenden Zellen durch Welken der Blätter bemerkbar.

Längere abgetötete Strecken hemmen den Wassertransport in höherem Maße als kurze, und verursachen baldiges Welken. Dasselbe tritt um so rascher ein, je länger die Versuchszone war. Pflanzen von derselben Art und derselben Beschaffenheit welken unter den gleichen Umständen zu gleicher Zeit, wenn die abgetötete Strecke dieselbe Länge besaß. Jüngere Pflanzen welken im allgemeinen früher als ältere. Die Größe der Blattfläche war bei *Lycium* ohne Bedeutung. Während der Nacht wurde bei mehreren welken Versuchspflanzen die Turgescenz wieder hergestellt.

Durch das Abtöten entstehen sehr wahrscheinlich keine Veränderungen in den Leitungsbahnen, welche den Wassertransport schädigen. Ebensowenig ist das Welken auf Vergiftung der Blattzellen zurückzuführen; sondern es ist das Welken direkt dem Ausschalten der lebenden Zellen zuzuschreiben. Der Ausfall im Wassertransport tritt sofort nach dem Abtöten mit Wasserdampf ein. Die Kraftkomponente, welche von den lebenden Zellen herrührt, ist schwankend. Im allgemeinen ist sie von großer Bedeutung. Die Ansicht Ursprung's (1904), wonach eine Aufgabe der lebenden Zellen darin bestehen könne, den seitlichen Wasseraustritt zu verhindern, konnten meine Versuche nicht bestätigen. Weil sekundäre Veränderungen durch das Abtöten nicht entstehen, obwohl ein bedeutender Ausfall in der Transportkraft eintritt, so müssen die lebenden Zellen aktiv in den Mechanismus des Wasserhebens eingreifen. Welche Zellgewebe hauptsächlich tätig sind, darüber geben die Versuche keinen Aufschluß.

Literaturverzeichnis.

Adler, 1892. Untersuchungen über die Längenausdehnung der Gefäßräume. Inaug.-Diss. Jena.

Czapek, 1906. Die Ernährungsphysiologie der Pflanzen seit 1896. (Progressus rei botanicae. I. 419.)

— 1907. Botanische Zeitung. Bd. 2. 392.

Dixon, 1905. Note on the supply of water to leaves on a dead branch. (Scientific Proceedings of the Royal Dublin Society. Vol. XI. [N. S.] No. 2.)

— 1909. Vitality and the transmission of water through the stems of plants. (Botanical School of Trinity College, Dublin. Vol. 2. 5.)

Fischer, A., 1891. Beiträge zur Physiologie der Holzgewächse. (Jahrbücher f. wiss. Bot. Bd. 22. 73.)

Godlewski, 1884. Zur Theorie der Wasserbewegung in den Pflanzen. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 15. 569.)

Haberlandt, G., 1904. Physiol. Pflanzenanatomie. Leipzig.

Haberlandt, F., 1877. Das Austrocknen abgeschnittener u. benetzter, sowie abgeschnittener und nicht benetzter grüner Blätter und Pflanzenteile. (Wissensch. prakt. Unters. auf dem Gebiete des Pflanzenbaues, herausg. von Fr. Haberlandt. 2. 130.)

Hansen, 1885. Ein Beitrag zur Kenntnis des Transpirationsstromes. (Arb. des bot. Würzb. Instit. 3. 305.)

v. Höhnel, 1877. Über d. Welken abgeschnittener Sprosse. (Wissensch. prakt. Unters. auf dem Gebiete des Pflanzenbaues, herausg. von Fr. Haberlandt. Bd. II. 120.)

—, 1879. Beiträge zur Kenntnis der Luft- und Saftbewegung in der Pflanze. (Jahrb. f. wiss. Bot. 12. 47.)

Janse, 1887. Die Mitwirkung der Markstrahlen bei der Wasserbewegung im Holze. (Jahrb. f. wiss. Bot. 18. 1.)

Jost, 1905. a. b. Botanische Zeitung. II. 122 u. 244.

Kosaroff, 1897. Einfluß verschiedener Faktoren auf die Wasseraufnahme der Pflanzen. (Inaugural-Diss.) Leipzig.

Overton, E., 1899. Beobachtungen und Versuche über das Auftreten von rotem Zellsaft bei Pflanzen. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 33. 171.)

Pfeffer, 1897—1904. Pflanzenphysiologie. 2. Aufl.

Pringsheim, E., 1906. Wasserbewegung und Turgorregulation in welkenden Pflanzen. (Jahrb. f. wiss. Bot. 43. 89.)

Sachs, 1882. Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Leipzig.

Schwendener, 1886. Untersuchungen über das Saftsteigen. (Sitzungsber. der Berliner Akad., physikal.-mathem. Klasse. 561.)

—, 1892. Zur Kritik d. neuesten Untersuchungen über d. Saftsteigen. (Sitzungsber. der Berliner Akad., physikal.-mathem. Klasse.. 911.)

—, 1893. Weitere Ausführungen über d. durch Saugung bewirkte Wasserbewegung in der Jaminschen Kette. (Sitzungsber. der Berliner Akad., physikal-mathem. Klasse. 835.)

—, 1909. Vorlesungen über mechanische Probleme der Botanik, herausgegeben von Holtermann. Leipzig.

Schimper, A. F. W., 1885. Über d. Bildung u. Wanderung der Kohlehydrate in den Blättern. (Bot. Ztg. Bd. 43. 737.)

Unger, 1864. Beiträge zur Anatomie u. Physiologie der Pflanzen. (Sitzungsber. der kais. Akad. d. Wissensch., mathem.-naturw. Klasse. Bd. 14.)

Ursprung, 1904. Über die Beteiligung lebender Zellen am Saftsteigen. (Beihefte zum Bot. Centralb. 18. 147.)

—, 1906a. Die Beteiligung lebender Zellen am Saftsteigen. (Jahrb. f. wiss. Bot. 62. 503.

—, 1906b. Uber die Ursache des Welkens. (Beihefte z. Bot. Centralbl. 20.)

Ursprung, 1907 a. Studien über d. Wasserversorgung der Pflanzen. (Biolog. Centralbl. 27. 1. 33.)

— 1907 b. Abtötungs- u. Ringelungsversuche an einigen Holzpflanzen. (Jahrb. f. wiss. Bot. 64. 287.)

Vesque, 1885. Sur la prétendu rôle des tissus vivants du bois, dans l'ascension de la sève. (Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des Sciences. 101. 2, 757.)

Volkens, 1882. Über die Wasserausscheidung in liquider Form an den Blättern höherer Pflanzen. (Diss.) Berlin.

Weber, 1885. Über den Einfluß höherer Temperaturen auf die Fähigkeit des Holzes den Transspirationsstrom zu leiten. (Berichte d. Bot. Ges. 3. 345.)

Westermaier und Ambronn, 1881. Beziehungen zwischen Lebensweise und Struktur der Schling- und Kletterpflanzen. Regensburg.

Westermaier, 1883. Zur Kenntnis der osmotischen Leistungen des lebenden Parenchyms. (Berichte d. Bot. Ges. 1. 371.)

Wieler, 1888. Über d. Anteil d. sekundären Holzes d. dikotyledonen Gewächse an der Saftleitung und über die Bedeutung der Anastomosen für die Wasserbewegung der transpirierenden Flächen. (Jahrb. f. wiss. Bot. 19.)

Die geotropische Reaktion in gespaltenen Stengeln.

Von

Johann Schtscherback, Odessa.

Mit 3 Abbildungen im Text.

Die vorliegende Arbeit verfolgt den Zweck, zu untersuchen, welchen Anteil die einzelnen Gewebe an der geotropischen Krümmung haben, in wieweit sie etwa für sich geotropisch reagieren, und ob diese Partialreaktionen der Gesamtreaktion des ganzen Organs entsprechen. Die Methode, welche zur Beantwortung der in Rede stehenden Fragen benutzt wurde, besteht darin, die verschiedenen Gewebekomplexe eines pflanzlichen Organes zu isolieren und die geotropische Reaktion jedes der isolierten Teile zu beobachten. Daß die Deutung der auf diese Weise gefundenen Tatsachen besondere Vorsicht verlangt, wird verständlich, wenn man in Betracht zieht, daß bei jedem operativen Eingriffe pathologische Erscheinungen auftreten, welche auf den normalen Verlauf der Reaktion einen mehr oder weniger großen Einfluß haben. In der Hauptsache handelt es sich darum, die Wachstumstendenzen der sich geotropisch krümmenden Gewebe herauszufinden. In dieser Hinsicht läßt sich leicht die angeführte Methode einer Kritik unterwerfen. Es gilt zunächst, den Einfluß der Spaltung und des Entfernens verschiedener Partien auf das bloße Wachstum ohne gleichzeitige Reizkrümmung zu studieren. In der ersten Serie der Versuche beschäftigte ich mich mit der Lösung dieser Frage. Bevor ich aber dazu übergehe, möchte ich zwei Worte über die Versuchstechnik sagen.

Methodik.

Die gewöhnlichen Skalpelle sind für die Spaltungen nicht brauchbar wegen der großen Dicke ihrer Klingen. Bei Benutzung dieser Skalpelle kann man die mechanische Zerrung der operierten Teile nicht vermeiden. Ich benutzte daher eine sehr feine zweischneidige Lanzette. Die kleine rhomboidale Lanzette, die bei

mikroskopischen Arbeiten häufig verwendet wird, erwies sich ebenfalls als untauglich für meine Zwecke, was aus der Ungleichmäßigkeit der bei ihrer Anwendung erhaltenen Resultate hervorgeht.

Die zu untersuchenden Objekte befanden sich in großen geschlossenen Zinnkästen, deren Boden mit Sand bedeckt war, während die Wände mit feuchtem Papier bekleidet waren. Die Mehrzahl der Versuche mit Hypokotylen von *Lupinus* wurden an den Objekten ausgeführt, die in kleine Töpfe mit Erde eingepflanzt waren. Außerdem kamen vielfach abgeschnittene Objekte zur Verwendung, die mit ihrer Basis in Glasröhren gebracht und vermittelst dieser in dem nassen Sand befestigt waren.

I. Der Einfluss der Spaltung auf die Wachstumsintensität.

Daß das Längsspalten von pflanzlichen Organen das Wachstum hemmt, darüber finden wir zerstreute Angaben bei den meisten Forschern, welche zu verschiedenen Zwecken pflanzliche Organe operierten. Es hat keinen Zweck, alle diese gelegentlichen Angaben hier zusammenzustellen. Ich möchte nur auf Arbeiten von Sachs[1]) und Copeland[2]) hinweisen. An dieser Stelle erscheint es nur geboten, das Wachstum intakter und operierter Pflanzen zu vergleichen, wobei solche Objekte gewählt wurden, mit welchen ich später geotropische Versuche ausführte. Es genügen dazu wenige Beispiele.

Tabelle I.

Hypokotyle von *Lupinus albus*, etioliert. Versuchsraum: Zinnkasten mit feuchtem Sand. Temperatur: 19°. Ursprüngliche Länge 55—60 mm.

a) Intakte Pflanzen, vertikal.

Zahl der Tage	1	2	3	4	5	6	Gesamtzuwachs
Zuwachs in mm	10	8	5	5	3	2	33

b) dekapitierte, nicht gespaltene Pflanzen, Versuche a und b.

Zahl der Tage	1	2	3	4	5	6	Gesamtzuwachs
Zuwachs in mm a)	3	5	2	0	0	0	10
„ b)	4	4	3	1	0	0	12

[1]) Flora. 1873. p. 330.
[2]) Botan. Gazette. Vol. 29. 1900. p. 189.

c) symmetrisch gespaltene, dekapitierte Hypokotyle.

Zahl der Tage	1	2	3	4	5	6	Gesamtzuwachs
Zuwachs in mm a)	3	3	2	2	0,5	0	10,5
„ b)	2	3	2	2	1	0	10
„ c)	1,5	1,5	2	1	0	0	6
„ d)	2	2,5	2	2	1	0	9,5

d) symmetrisch gespaltene, nicht dekapitierte Hypokotyle.

1) Spalt 45 mm lang, obere und untere 5 mm intakt gelassen.

Zahl der Tage	1	2	3	4	Gesamtzuwachs
Zuwachs in mm a)	4	3		0	7
„ b)	5	3	2	0	10

2) Untere 25 mm gespalten, obere 30 mm intakt gelassen.

Zahl der Tage	1	2	3	4	Gesamtzuwachs
Zuwachs in mm a)	8	8	6	4	26
„ b)	8	9	8	6	31

3) Obere 30 mm gespalten, untere 25 mm intakt gelassen.

Zahl der Tage	1	2	3	4	5	Gesamtzuwachs
Zuwachs in mm a)	4	3	3	2	0	12
„ b)	5	3	0	0	0	8

Derartige Versuche wurden auch mit Keimlingen von *Ricinus communis*, *Helianthus annuus* und mit den Sprossen von *Silphium Hornemannii* gemacht. Etiolierte Keimlinge von *Ricinus*, 60 mm

lang, zeigten nach Spaltung und Dekapitierung an drei aufeinanderfolgenden Tagen Zuwüchse von 1—2 mm.

Als allgemeines Resultat dieser Versuche ergibt sich mithin eine starke Hemmung des Wachstums bei gespaltenen Sprossen gegenüber intakten Pflanzen.

Bei dem Studium der Reaktionsfähigkeit gespaltener Organe kann man sich nicht nur auf symmetrische Spaltung beschränken; einen sehr interessanten Fall stellt vielmehr das Verhalten der Spaltstücke dar, welche durch einen unsymmetrisch geführten Schnitt erhalten werden. Zur richtigen Beurteilung der Beziehung, in welcher diese ungleichen Hälften sich bei dem Eintritt der geotropischen Reaktion befinden, ob etwa durch die Störung der lebendigen Kontinuität eine Disharmonie in ihrem Wachstum bedingt wird, ist es notwendig, zuerst zu prüfen, ob solche unsymmetrische Spaltung auch ohne geotropische Reizwirkung die normale Wachstumsverteilung beeinflußt. Diese Frage beantwortet Tabelle 2.

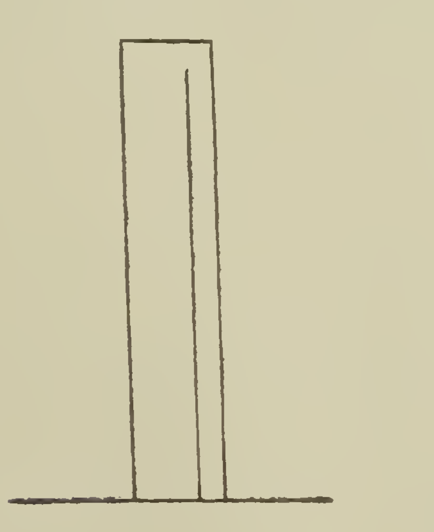
Tabelle II.

Lupinus albus, Hypokotyle, dekapitiert, vertikal, unsymmetrisch gespalten, ein Stück Gewebe von 1 mm Länge oben intakt gelassen. Ursprüngliche Länge 50 mm. Zuwüchse der beiden Hälften nach 40 Stunden.

	Dickere Partie	Dünnere Partie
Versuch a	3	2
„ b	5	2,5
„ c	3,5	2
„ d	3,5	1,5

Die Pflanzen zeigten folgendes Bild:

vor dem Versuch



nach dem Versuch

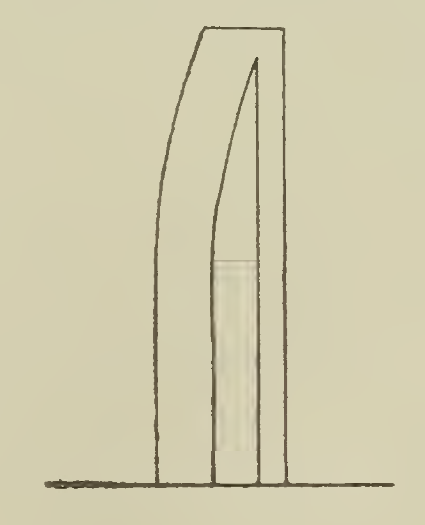


Fig. 1.

Sie zeigen also Krümmung in der Richtung gegen die dünnere Partie hin. Dieselben Krümmungen habe ich bei unsymmetrisch

gespaltenen Keimlingen von *Ricinus communis, Helianthus annuus* bekommen.

Es tritt also bei assymetrischer Spaltung ungleichmäßiges Wachstum ein und zwar in dem Sinne, daß die dickeren Partien rascher wachsen. Das gilt jedoch nur für den Fall, daß der Schnitt noch durch das Mark hindurchgeht, also den Gefäßbündelkreis durchschneidet. Wird dagegen bei assymmetrischer Spaltung der Schnitt so geführt, daß die dünnere Hälfte nur aus der Rinde besteht, so bleibt in dieser dünneren Hälfte das Wachstum ganz aus, auch dann, wenn die Verbindung zwischen ihr und den benach-



Fig. 2.

barten Geweben oben und unten erhalten bleibt. Die Rinde ist also zum Wachstum in isoliertem Zustande nicht befähigt.

Neben den soeben behandelten Fällen erscheint auch derjenige nicht uninteressant, wo Sprosse mit zwei Längsspalten versehen werden, also drei getrennte Teile entstehen, deren mittelster als Mittellamelle bezeichnet werden möge. Das Wachstum solcher mit zwei Spalten versehenen Hypokotylen von *Lupinus albus, Ricinus communis*, sowie entsprechender Sprosse von *Silphium Hornemannii* kann durch obenstehende Figur 2 veranschaulicht werden. Gegenüber der intakten Pflanze ist die Wachstumsverteilung hier insofern eine andere, als die Mittellamelle stärkeres Wachstum zeigt als die seitlichen.

Geotropische Reaktion gespaltener Objekte.

A. Geotropische Reaktion der sogenannten Mittellamellen.

Entfernt man an einem Organ durch zwei parallele Schnitte längs der Achse zwei gegenüberliegende Gewebestreifen, so bleibt ein Gewebekomplex zurück, der mit der soeben behandelten Mittellamelle identisch ist. In der Mehrzahl der Fälle genügt diese kurze Charakteristik, um zu wissen, was für Gewebe und in welcher Verteilung dieselben in der Mittellamelle vorhanden sind. Dank

der Dünne der Rinde im Vergleich zu dem Centralzylinder bei Stengeln, wenigstens bei denjenigen, mit welchen Sachs,[1]) Noll[2]) und Czapek[3]) ihre Versuche ausführten, trennt immer der Schnitt die Rinde ab und zugleich ein Segment des Gefäßbündelringes und auch etwas Mark. Nicht immer aber läßt sich der Gewebekomplex, welcher nach der Operation verbleibt, in so einfacher Weise charakterisieren. Haben wir ein Organ, dessen Zentralzylinder im Vergleich zu dem peripheren Ring nicht so stark ist, wie z. B. das Hypokotyl von *Lupinus albus,* so ist der Begriff der Mittellamelle für diesen Fall näher zu bestimmen. Man muß jedesmal genau angeben, in welchem Niveau die Schnitte geführt wurden. Wie weiter gezeigt werden soll, ist dieser Umstand für den Ausgang der Versuche durchaus nicht gleichgiltig.

Die ersten Versuche mit Mittellamellen wurden von Sachs[4]) ausgeführt.

Er experimentierte mit den Stengeln von *Silphium Hornemannii,* und fand dabei, daß die Mittellamellen häufig keine Krümmung zeigten, falls das Organ in horizontaler Stellung so orientiert wurde, daß die Schnittflächen ebenfalls horizontal lagen, daß die geotropische Reaktion aber jedesmal eintrat, wenn die Schnittflächen vertikal gerichtet waren. Diese Versuche wurden später von Noll[5]), Czapek[6]), Haberlandt[7]) wiederholt und bestätigt. Czapek schließt aus diesen Ergebnissen, daß nicht sowohl jede Zelle für sich ein sensitives Organ bildet, sondern „daß es der Druck der Rindenzellen aufeinander ist, welcher geotropisch reizend wirkt und welcher von den perzipierenden Zellen wahrgenommen wird."

Noll[8]) kommt auf Grund seiner Ansichten über Reizfelder zu der Annahme, daß die Reaktion der Mittellamellen in der oben beschriebenen Lage mit Notwendigkeit ausbleiben muß.

Haberlandt[9]) findet in diesen Versuchen einen Beweis für seine Statolitentheorie und sucht damit die verschiedene Empfindlichkeit des Plasma an den verschiedenen Wänden der Statolitenzellen zu begründen.

Zweifellos sind diese Versuche von Bedeutung für die richtige Beurteilung der Mechanik der geotropischen Krümmungen schon insofern, als sie Material liefern zum Studium der Verteilung von aktiven und passiven Elementen in den sich krümmenden Organen. Es schien mir darum für meine Frage wünschenswert, die Versuche zu wiederholen, und zwar an demselben Objekt, mit welchem Sachs (l. c.) gearbeitet hatte, nämlich mit *Silphium Hornemannii.* Der Stengel dieser Pflanze ist ziemlich stark und

---

[1]) Flora. 1873. p. 330.
[2]) Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 34. 1900. p. 467.
[3]) Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 32. 1898. p. 248.
[4]) Flora, l. c. Arbeit d. botan. Instit. in Würzburg. Bd. I. 1873. p. 470.
[5]) Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 34. 1900. p. 467.
[6]) Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 32. 1898. p. 250.
[7]) Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 38. 1903. p. 470.
[8]) l. c.
[9]) l. c.

vierkantig. Letzteres ist besonders wichtig, weil die Anordnung der Gewebe in den zwei zu prüfenden Lagen bei den Mittellamellen leicht zu übersehen ist.

Außer mit *Silphium* wurden von mir auch Versuche mit verschiedenen anderen vierkantigen Stengeln gemacht, so mit verschiedenen Labiaten. Diese Objekte erwiesen sich aber mit Ausnahme von *Physostegia* spec. als ungeeignet für meine Zwecke wegen der Dünne der durch das Herausschneiden erhaltenen Lamellen oder dadurch, daß die Verwundung das Wachstum ganz zum Stillstand brachte. So reagieren die aus dem Stengel von *Sambucus*, *Physostegia*, *Coleus* herausgeschnittenen Lamellen gar nicht, auch wenn sie so liegen, daß die Schnittflächen senkrecht stehen, obwohl diese Lage bekanntlich die günstige Reizlage ist.

Die Messungen zeigen keinen Zuwachs oder nur einen Zuwachs um 1—2 mm. Aus diesen Gründen wurden meine Versuche hauptsächlich mit den Sprossen von *Silphium Hornemannii* ausgeführt.

Bevor ich aber zur Beschreibung dieser Versuche übergehe, möchte ich einige Versuche mit Hypokotylen von *Lupinus albus* besprechen. Dieses Objekt gestattet es, wegen der Dicke seiner Rinde, Mittellamellen zu bekommen, welche noch den ganzen Gefäßbündelring enthalten.

Werden dann diese Lamellen so orientiert, daß die Schnittflächen horizontal lagen, so hatte sich die Mittellamelle nach 20 Stunden stark geotropisch gekrümmt.

Ganz dünne Lamellen, bei welchen die oberen und unteren Bogen des Gefäßbündelkreises fehlten, zeigten meistens am Anfang, wenn sie ebenso wie oben orientiert wurden, eine Senkung nach abwärts, und auch späterhin war keine Aufkrümmung bemerkbar. Dagegen reagierten diese Lamellen sehr deutlich geotropisch, wenn die Schnittflächen vertikal orientiert waren. Man sieht also deutlich, daß das Unterbleiben der Reaktion im ersten Falle keineswegs der Sistierung des Wachstums zuzuschreiben ist.

Meine ersten mit *Silphium Hornemannii* angestellten Versuche zeigten einen großen Unterschied im Verhalten der Mittellamellen in beiden Lagen. Wie oben erwähnt, handelt es sich in allen beschriebenen Versuchen um Mittellamellen, welche durch Abspalten der Rinde mit den dicht darunter liegenden Leitbündeln erhalten wurden. Die Krümmung war sehr stark, wenn die Schnittflächen vertikal lagen, so daß kein wesentlicher Unterschied gegenüber intakten Kontrollpflanzen bemerkbar war. Möglichst symmetrisch herausgeschnittene Lamellen zeigten bei horizontaler Lage der Schnittflächen auch nach 48 Stunden keine Krümmung. Dann um 90° gedreht, reagierten dieselben am dritten Tage ganz gut geotropisch. Diese Versuche bestätigten also den großen Unterschied im Verhalten von Mittellamellen bei verschiedener Lage der Schnittflächen; immerhin weichen sie von den Sachs'schen (l. c.) Versuchen insofern ab, als in diesen auch bei horizontaler Lage der Schnittflächen, wenngleich in der Minderzahl der Fälle, eine Krümmung zustande kam. Dieser Umstand ist von großer Wichtig-

keit für die ganze Frage. Man könnte daran denken, daß dieses Versuchsergebnis von einigen noch nicht berücksichtigten Umständen abhängt. So wäre es zum Beispiel möglich, daß die Krümmung zwar angestrebt, aber nicht realisiert wird, weil bei den dünnen Mittellamellen die ausgelöste Energie nicht ausreicht, den Sproßteil zu heben. Um dies zu prüfen, stellte ich folgende Versuche an. Das untere Ende des abgeschnittenen Sprosses wurde mittels Watte in einem zum Teil mit Wasser gefüllten Reagenzglase befestigt. Die Reagenzgläser wurden in horizontaler Lage in den feuchten Sand eines geschlossenen Zinnkastens gesteckt. Die Temperatur betrug meistens 19°.

Um das statische Moment möglichst klein zu machen, wurden zwar lange Mittellamellen herausgeschnitten, doch wurde dafür Sorge getragen, daß sie nur eine ganz kurze Strecke aus der Röhre hervorragten. Dann wurden zwei Reihen von Versuchen angesetzt. Bei der einen Art wurden die Sprosse an der Spitze intakt gelassen, bei der anderen wurden sie dekapitiert, um die Last zu vermindern. Nur zwei bis drei ganz junge Internodien ragten aus den Röhren hervor, also eine Strecke nicht länger als 4—5 cm. Man muß dabei dafür sorgen, daß die Lamellen im Halse der Röhren nicht klemmen, was beim Befestigen mit Watte leicht passieren kann. Diese Vorsicht ist notwendig, weil die Krümmung gerade in dieser Zone scharf ausgeprägt sein kann.

Trotz aller dieser Vorsichtsmaßregeln konnte ich bei möglichst symmetrischer Spaltung keine erhebliche Krümmung nachweisen. Eine Krümmung trat aber ein, wenn man Lamellen durch assymmetrische Spaltung herstellte. Bei sechs Sprossen von *Silphium* wurden die Spitzen abgeschnitten und die Mittellamellen daraus herausgeschnitten, und zwar so, daß von einer Seite eine dickere Schicht abgenommen wurde als von der anderen. Es saß kein Gefäßbündelgewebe an den Schnittflächen, die Mittellamellen zeigten an denselben nur Mark. Die so behandelten Pflanzen wurden in den Sand im dunkeln Zinkkasten vertikal gesteckt. Nach 20 Stunden zeigten alle diese Pflanzen, die einen sehr deutlich, die anderen schwächer, eine einseitige Krümmung, und zwar nach der Seite hin, wo der weniger dicke Streifen abgespalten worden war. Diese Krümmung wird augenscheinlich durch das ungleichmäßige Wachstum der Markschichten bedingt. Daß eine durch diese Ungleichmäßigkeit bedingte Spannung eintritt, lehrt der einfache Versuch: Wird eine möglichst symmetrisch herausgeschnittene Mittellamelle parallel zur ersten Schnittfläche halbiert, so krümmen sich bald beide Hälften einwärts. Diese Einwärtskrümmung tritt schärfer bei älteren Teilen als bei den jüngeren ein, so daß die obengenannte Krümmung am stärksten unten ausgeprägt ist. Auch mit Coleus wurden dieselben Resultate erhalten. In analoger Weise läßt sich im voraus vermuten, daß man verschiedene Krümmungen bei horizontal gestellten Schnittflächen der Mittellamellen hervorrufen kann. In der Tat lassen sich sehr starke Krümmungen aufwärts beobachten, wenn eine dünnere Schicht von der oberen Seite weg-

geschnitten ist als von der Unterseite. In ähnlicher Weise läßt sich auch eine Krümmung nach unten erzielen.

Nach diesen Erfahrungen ist zu vermuten, daß die Krümmungen, welche Sachs bei den Mittellamellen beobachtete, durch deren Unsymmetrie bedingt waren, und daß symmetrisch herausgeschnittene Mittellamellen wirklich nicht geotropisch reagieren, wenn sie so gestellt sind, daß ihre Schnittflächen horizontal liegen. Ein anderes Verhalten wurde von Haberlandt[1]) bei den aus Grasknoten herausgeschnittenen Lamellen gefunden.

Es sind zwei Ursachen möglich für das Unterbleiben der Reaktion in dem beschriebenen Falle. Entweder fehlt die Perzeptionsfähigkeit, weil die perzipierenden Teile entfernt sind, oder die Perzeptionsfähigkeit bleibt zwar erhalten, die Teile aber, welche die Reaktion bewerkstelligen, sind entfernt worden, mit anderen Worten, es fehlt der Mittellamelle die Reaktionsfähigkeit. Es ist im letzten Falle möglich, daß die Mittellamelle auch in den intakten Pflanzen als passives Element erscheint.

Theoretisch ist auch eine andere Möglichkeit denkbar. Bekanntlich geht in den geotropisch reagierenden Organen die einmal begonnene Reaktion auch dann weiter, wenn der Reiz schon nicht mehr auf das betr. Organ wirkt. Wenn einige Gewebe in einem pflanzlichen Organ als reizperzipierend vorkommen, und der Krümmungsimpuls zu anderen Geweben fortgeleitet wird, so läßt sich auch denken, daß, nachdem die Gewebe beider Art sich so lange in lebendiger Kontinuität befanden, daß der Reiz von einem zum anderen fortgeleitet worden ist, die Reaktion auch dann weiter geht, wenn das perzipierende Gewebe entfernt wird. Czapek[2]) hat es versucht, diese Frage zu entscheiden. Keimlinge von *Helianthus annuus* befanden sich zuerst einige Zeit in horizontaler Lage, und erst dann wurden aus denselben Mittellamellen herausgeschnitten. Als Nachwirkung der Induktion trat bei den sonst nicht geotropisch reagierenden Mittellamellen mit horizontal gestellten Schnittflächen eine Krümmung ein. Leider sind Czapeksche Angaben über diese Versuche sehr dürftig. Aus den früher angeführten Gründen hielt ich es für nötig, das Verhalten der Mittellamellen von *Silphium* auch in dieser Hinsicht zu prüfen. Frühere Versuche haben gezeigt, daß man nach Belieben solche Mittellamellen herausschneiden kann, welche mit ihren Schnittflächen in die horizontale Lage versetzt, sich ohne Induktion abwärts oder aufwärts krümmten, oder auch solche, die gerade bleiben. Meine Induktionsversuche wurden zuerst mit möglichst symmetrischen Mittellamellen ausgeführt. Ich möchte schon an dieser Stelle auf ein Moment hinweisen, welches einen großen Einfluß auf das Endresultat der Versuche hat. Die ersten Versuche verliefen sämtlich ganz glatt und gleichmäßig und ergaben ein klares Resultat, was bei den späteren nicht der Fall war. Die ersten Versuche wurden nämlich mit ganz jungen Sprossen von *Silphium* gemacht. Wegen

---

[1]) l. c.
[2]) l. c. p. 252.

der andauernden Bewolkung zur Zeit ihres anfänglichen Wachstums wuchsen diese Sprosse ganz gerade ohne jede Spur einer heliotropischen Krümmung. Begünstigend wirkte außerdem der Umstand, daß die Blätter dabei noch schwach entwickelt waren und bei ziemlich weiter Entfernung der Stengel voneinander keine Bedingungen zum Hervorbringen großer Differenzen in der Beleuchtung verschiedener Flanken geschaffen waren. Das Fehlen solcher heliotropischer Krümmungen ist notwendig für den Erfolg der Induktionsversuche. Ich stellte nämlich auch mit Sprossen, die sich schon im Freien heliotropisch gekrümmt hatten, Versuche an, um zu sehen, inwieweit diese Krümmung in späterem Verhalten der Mittellamellen eine Rolle spielt. Zu diesem Zwecke wurden möglichst symmetrische Lamellen aus solchen schon schwach heliotropisch gekrümmten Sprossen hergestellt und mit den Schnittflächen in horizontale Lage versetzt und zwar so, daß die Krümmungsebene senkrecht stand. Schon nach 5—6 Stunden war eine sehr starke Krümmung in der Richtung der ursprünglichen ganz schwachen heliotropischen Krümmung bemerkbar nach oben oder nach unten. Allerdings war auch in diesem Falle die Aufwärtskrümmung stärker ausgeprägt als die Abwärtskrümmung. Aus diesen Tatsachen ergibt sich, mit welcher Vorsicht Induktionsversuche zu deuten sind: Erstens müssen möglichst gerade Sprosse ohne jede Spur einer heliotropischen Krümmung gewählt werden. Dann muß stets auf die etwaige Assymmetrie der Mittellamelle geachtet werden. In einer zweiten Serie von Versuchen wurde der letzte Faktor absichtlich eingeführt. Ich gehe jetzt zur Beschreibung der durch die Induktionsversuche gewonnenen Resultate über.

In den meisten Fällen wurden die intakten Sprosse drei Stunden in horizontaler Lage gehalten. Übrigens zeigen Sprosse von verschiedener Dicke und auch Sprosse von gleicher Dicke große Differenzen in Bezug auf die Zeit, die nötig ist zum Erzielen der eben merklichen Krümmung. Am besten wird die eingetretene Krümmung durch Messung beider Flanken erkannt. Als Zeichen der beginnenden Reaktion wurde ein Zuwachs von 1—2 mm an der unteren Flanke betrachtet und kein Zuwachs an der oberen. Wie erwähnt, tritt diese Differenz bei einigen Objekten schon innerhalb $1\frac{1}{2}$—2 Stunden ein, bei den anderen erst nach 4—5 Stunden, besonders bei dickeren Sprossen. Sogleich nach dem Herausschneiden zeigten die Lamellen selbst meistens keine merkliche Krümmung. Die seitlich abgespaltenen Gewebestreifen dagegen zeigen verschieden starke Krümmung und zwar so daß die obere einen größeren Winkel mit der Lamelle bildet als die untere. Die Versuchsobjekte werden stets so in dem Reagenzrohr befestigt, daß der ungespaltene Basalteil nicht bis an die Mündung des Glases heranreicht, sodaß auch noch der Anfang der herausgespaltenen Mittellamellen mit darin Platz findet. Diese Vorsicht ist unentbehrlich; reichen nämlich die Schnitte nicht wenigstens bis an die Röhre heran, so kann hier an der intakten Stelle eine Krümmung stattfinden, welche die Mittellamelle mit sich zieht und die wahre Krümmung der Lamelle selbst vortäuscht.

Von den ungefähr 60 Versuchen fielen ungefähr 30% negativ aus; bei den übrigen 70% wurden ziemlich starke Krümmungen als Folge der geotropischen Induktion erhalten. Die Größe der Krümmung ist stark genug, um jeden Zweifel auszuschließen, daß wir es hier wirklich mit einer Nachwirkung zu tun haben. Auf Grund der Versuche mit assymmetrischen Lamellen könnte man dagegen diese Resultate noch bezweifeln, weil man immer daran denken muß, daß die Symmetrie möglicherweise nicht völlig erreicht wurde und daß deshalb die früher besprochenen Erscheinungen eintreten. Um volle Gewißheit zu bekommen, war es notwendig, zu prüfen, in wieweit die Folgen der absichtlich ausgeführten unsymmetrischen Spaltung durch das Eingreifen der Induktion modifiziert werden können. Zu diesem Zwecke wurden nach erfolgter Induktion Mittellamellen herausgeschnitten, und zwar unsymmetrisch, sodaß von der unteren Seite eine dickere Schicht abgetragen wurde als von der oberen, so daß ohne Induktion eine Krümmung nach unten stattfinden müßte. Aber auch unter solchen Bedingungen zeigten die induzierten Lamellen zumeist eine Krümmung nach oben.

Nach diesen Erfahrungen sind also die horizontal mit der Schnittfläche gelegten Mittellamellen nicht zu einer geotropischen Reaktion befähigt, die aber eintritt, wenn die Mittellamelle nach der geotropischen Induktion des Sprosses herausgeschnitten wird. Damit ist zugleich gesagt, daß die Mittellamelle aktionsfähig ist, daß also das Fehlen der geotropischen Krümmung an den gespaltenen Mittellamellen auf dem Ausbleiben der geotropischen Reizung beruht.

B. Reaktion der gespaltenen Objekte.

Ich wende mich nun zur Betrachtung der geotropischen Reaktion solcher Objekte, die durch einen Schnitt in zwei Längsteile gespalten wurden. Bei Betrachtung einer einfachen geotropischen Krümmung erhebt sich die Frage, ob beide Flanken des sich geotropisch krümmenden Organes aktiv sind, oder ob nur die eine, die konvexe oder die konkave aktiv wirksam ist. Eine gewisse Orientierung ergibt sich schon durch direkte Messungen der Konkav- und Konvexseite und durch Vergleich ihrer Längen mit den ungereizten Objekten. Es fehlt nicht an derartigen Untersuchungen. Hofmeister[1]) wollte beweisen, daß „bei der geotropischen Reaktion auch die konkav werdende Flanke eine Verlängerung ausführt. Zu diesem Zwecke befestigte er gerade Stengelstücke mit beiden Enden unverrückbar auf der Unterseite einer horizontal liegenden Glasplatte. Aus der Tatsache, daß diese Stengelstücke sich von der Glasplatte ablösten und eine Krümmung ausführten, läßt sich jedoch noch nicht entscheiden, ob diese Erscheinung auf der aktiven Verlängerung der konkav werdenden Flanke beruht, oder ob das Wachstum derselben unter dem Einfluß der Schwerkraft ganz aufgehoben ist und die Verlängerung lediglich durch die rasche Streckung der entgegengesetzten Flanke bedingt wird.

[1]) Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 1. 1863. p. 86.

Weitere Messungen über die Zuwachsverteilung bei geotropischen Krümmungen hat Sachs[1]) ausgeführt. Von ihm wurden die konkaven und konvexen Flanken von geotropisch sich krümmenden Wurzeln und Stengelteilen gemessen und der Zuwachs der Mittellinie daraus berechnet. An Grasknoten wurden solche Messungen von Sachs[2]) und später von Pfeffer[3]) und Barth[4]) ausgeführt. Die letzten vorliegenden Messungen dieser Art hat Graf Luxburg[5]) angestellt, und zwar mit einer Genauigkeit, die nichts zu wünschen übrig läßt.

Alle diese Versuche stimmen darin überein, daß das Wachstum an der konkaven Flanke stets mehr oder weniger eine Verlangsamung, an der konvexen hingegen eine Beschleunigung erfährt. Bei verschiedenen Objekten halten sich beide Werte so ziemlich das Gleichgewicht, so daß bei ihnen keine oder nur eine geringe Wachstumsbeschleunigung der Mittellinie resultiert. Dagegen ergaben z. B. die Versuche mit Grasknoten als Endeffekt eine starke Beschleunigung des Wachstums dieser Linie. Solche Versuche lassen aber stets die Frage unentschieden, inwieweit die Konkav- und Konvexflanken sich passiv verhalten oder inwieweit sie sich aktiv an der Krümmung beteiligen. Das Unterbleiben einer Verlängerung in der Konkavflanke kann auf passivem oder aktivem Wege erreicht werden. Daß bei der Verkürzung der Konkavseite der Grasknoten eine passive Kompression beteiligt ist, folgt schon aus den Faltungen, welche sich vielfach an ihr mit der Zunahme der geotropischen Krümmung bemerkbar machen.[6]) Die Abwesenheit solcher Faltungen spricht indessen noch nicht für eine aktive Verkürzung, weil immer die Möglichkeit besteht, daß das Wachstum einfach unter dem Einfluß des Druckes seitens der benachbarten Gewebe unterbleibt.

Die von mir ausgeführten Messungen der Konkavseite bei der geotropischen Krümmung verschiedener Objekte, wie Hypokotyle von *Lupinus*, Sprosse von *Silphium Hornemannii* u. a. zeigten keinen Zuwachs derselben. Es wurde mittels Meßpapier gemessen. 10—15 cm lange Sprosse von *Silphium Hornemannii* zeigten an der konkaven Flanke nach 24 Stunden keinen Zuwachs. Möglicherweise ließe sich ein solcher durch mikrometrische Messung dennoch konstatieren, was aber für unsere Frage nicht von Belang war. Bei der geotropischen Aufrichtung erreichen bald die jüngeren Teile des Sprosses die normale, vertikale Lage nnd beginnen dann normal weiter zu wachsen.

Daß bei den Versuchen mit intakten Pflanzen das Wachstum an der Konkavflanke der Krümmungsstelle unterbleibt, kann ebenso wie die starke Streckung der konvexen Seite entweder auf der direkten Reizwirkung der Schwerkraft auf diese beide Gewebe-

---

[1]) Arbeiten d. botan. Instit. Würzburg. Bd. I. 1873. p. 463.
[2]) l. c. p. 466.
[3]) Druck- u. Arbeitsleistungen. 1893. p. 393.
[4]) Die geotropischen Wachstumskrümmungen d. Knoten. 1894. p. 11.
[5]) Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 41. 1905. p. 399.
[6]) Pfeffer, l. c.

komplexe beruhen, oder es könnten korrelative Einflüsse mit im Spiele sein, vermöge deren jeder Flanke ihre bestimmte Wachstumsintensität induziert wird.

Die künstliche Isolierung beider Flanken könnte vielleicht in dieser Hinsicht einigen Aufschluß liefern, und ich wählte daher die Beobachtung des Verhaltens beider antagonistischen Hälften bei ungehinderter Krümmung zum Gegenstand der folgenden Versuche.

a) Reaktionen bei ungehinderter Krümmung.

Die ersten Beobachtungen über gespaltene Wurzeln und Sprosse wurden von Sachs[1]) gemacht; es folgten weitere Angaben von Frank, Ciesielski; sowie über das Verhalten gespaltener Grasknoten von De Vries[2]), Pfeffer[3]).

In allen diesen Fällen zeigten beide Hälften der gespaltenen Organe eine Krümmung aufwärts, falls dieselben horizontal lagen. Sachs (l. c.) gibt folgende Zahlen für das Wachstum der durch die Spaltung erhaltenen Sproßhäften von *Silphium connatum* in 23 Stunden:

Obere Längshälfte	Epidermis oben	— 1,0 mm
	Markschnittfläche unten	+ 10,7 mm
Untere Längshälfte	Markschnittfläche oben	+ 7,0 mm
	Epidermis unten	+ 2,0 mm

Aus diesen Angaben geht zwar hervor, daß beide Hälfte geotropisch reagieren; man kann aber nicht sehen, ob das Wachstum beider Hälften die bei der geotropischen Krümmung des intakten Sprosses notwendige Harmonie zeigt. Die Gewebespannung ist bei diesem Objekte ziemlich groß, so daß die Spalthälften am Anfang eine verschiedene Neigung zur Horizontalebene zeigen. Auf diese Weise befinden sich dieselben von Anfang an in verschiedenen Reaktionsbedingungen. In beiden Fällen erreicht der Reiz nicht die Größe wie bei den völlig horizontal liegenden Sproßteilen. Die älteren Sproßteile haben eine verhältnismäßig günstige Reizlage; denn sie weichen nur um einen kleinen Winkel von der Horizontallage ab, während die jüngeren Teile meist ganz bedeutend davon abweichen, ja, sehr häufig fast senkrecht stehen. Hieraus erklärt sich der verhältnismäßig kleine Unterschied im Wachstum beider Hälften, welchen Sachs beobachtet hat. Der Übelstand, welcher durch das starke Auseinandergehen der Spalthälften bedingt wird, wird wesentlich gemindert dort, wo die Gewebespannung nicht groß ist. In dieser Hinsicht sind etiolierte Hypokotyle von *Lupinus* und *Ricinus* günstige Objekte. Es läßt sich hier auch erreichen, daß beide Längshälften zuerst dieselbe Lage haben wie am normalen, unverletzten Organ und daß sie trotz des Fehlens der lebendigen

---

[1]) l. c.
[2]) Landwirtschaftliche Jahrb. Bd. 9. 1880. p. 483.
[3]) l. c.

Kontinuität doch verbunden bleiben. Dies geschieht, wenn man die Spalthälften nur am oberen Ende oder an einigen Stellen mittels Baststreifen zusammenbindet oder eine nicht gespaltene Gewebebrücke am oberen Ende beläßt. Es wurden Versuche nach beiden Methoden ausgeführt, da man a priori nicht sagen konnte, ob sich bei Erhaltung der lebendigen Kontinuität auf einer kurzen Strecke dieselben Resultate wie beim Fehlen derselben ergeben würden.

In den folgenden Tabellen sind die Resultate der Versuche zusammengestellt:

Tabelle III.

Etiolierte Hypokotyle von *Lupinus albus,* dekapitiert, vollständig und möglichst symmetrisch längsgespalten, horizontal gelegt, ohne Bindung. Zuwüchse in mm.

Anfängl. Länge		Stunden				Gesamtzuw. während der ganzen Versuchszeit
		20	40	80	100	
40	O[1]) U[2])	0 5,5	0 0	0 3	0 0	0 8,5
40	O U	0 4,5	0 2	0 2,5	0 0	0 9
38	O U	0 4	0,5 0,5	0 4,5	0 0,5	0,5 9,5
35	O U	0,5 6	0 1	0 3	0 0	0,5 1,0
35	O U	0 5	0 2	0 2	0 0	0 9

[1]) Obere Flanke; [2]) Untere Flanke.

Kontrollversuche: dekapitierte, nicht gespaltene Hypokotyle. Zuwüchse in mm.

Urspr. Länge		Stunden					Ges.-Zuw.
		20	44	68	100	124	
41	O U	0 6	0,5 2	1 2	2 3	2[1]) 2	5,5 15
38	O U	0 6	1 2,5	1 3,5	3 4	2 2	7 18

[1]) Obere Partie vollständig aufgerichtet.

Tabelle IV.

Gleiches Objekt wie in Tabelle 3, beide Hälften durch Baststreifen zusammengehalten.

a) Zwei mäßig feste Bandagen.

Urspr. Länge		Stunden					Ges.-Zuw.
		20	40	64	84	108	
40	O U	0,5 5	0,5 0	0 2	0 2	0 0	1 9
40	O U	0 4	0 1	0 2	0 1	0 0	0 8
38	O U	1 5	0 2	0 6	0 2	0 1	1 16
35	O U	2 5	0 2	0 5	0 3	0 1	2 16

b) Drei Bandagen, sehr feste Bindung.

Urspr. Länge		Tage					Ges.-Zuw.
		1	2	3	4	5	
40	O U	1 6	0 0	1 1	0 0	0 0	2 7
43	O U	0 5	0,5 0	0,5 1	0 1	0 0	1 7
40	O U	0 4	0 0	1 0,5	0 0	0 0	1 4,5

Nach dem Lösen der Bandagen keine relative Verlängerung oder Verkürzung beider Hälften.

Tabelle V.

Unvollständig gespaltene Objekte, ohne Bandagen, Verbindung oben und unten durch intakt gebliebenes Gewebestück.

Urspr. Länge		Tage				Ges.-Zuw.
		1	2	3	4	
42	O U	0 5	0 0,5	0 3	0 0	0 8,5
40	O U	0,5 3	0 1	0 3	0 0	0,5 7
40	O U	0 5	0 0	0 2	0 0	0 7

Aus diesen Versuchen folgt, daß beide Hälften, die infolge der schwachen Gewebespannung nur wenig auseinandergehen, eine schöne geotropische Krümmung ausführen. Dabei unterscheiden sich beide Krümmungsradien nur wenig von einander, und das Auseinandergehen beider Hälften unterscheidet sich auch nur wenig von dem in vertikaler Lage. Es wird also das Wachstum in den verschiedenen Gewebeschichten beider getrennter Hälften nach dem Bedürfnisse der Krümmung reguliert trotz der fehlenden lebendigen Kontinuität zwischen beiden antagonistischen Hälften. Am ersten Tage zeigen die Zuwüchse sogar vollständige Harmonie, so daß die Endflächen beider Hälften nicht auseinanderrücken. An folgenden Tagen ändert sich aber die Sache. Die untere Hälfte fährt fort, sich zu verlängern, indem sie denselben Krümmungsradius beibehält, die obere aber zeigt gar keinen Zuwachs. Wir bekommen ein starkes Hervorrücken der unteren Hälfte. Hier zeigt es sich also deutlich, daß die Harmonie des Wachstums gestört ist. Dieselbe Erscheinung kann man auch in Versuchen beobachten, wo die Hälften noch durch eine Gewebebrücke verbunden sind. In diesem Falle beobachten wir folgendes. Die zuerst fest aneinanderliegenden Spalthälften fangen an, auseinanderzurücken und der Spalt zwischen denselben nimmt ständig zu. Wir bekommen das Bild eines Bogens, dessen Sehne durch die obere Hälfte gebildet wird. Dasselbe Bild bekommen wir auch in dem Falle, wo die Verbindung beider Hälften durch Bandagen bewirkt wird, jedoch natürlich nur dann, wenn diese Bandagierung das Hervortreten des einen Spaltstückes zuläßt. Bei zu fester Bindung kommt es zu mechanischen Gegenwirkungen zwischen beiden Hälften, so daß das Wachstum der unteren Hälfte etwas gehemmt, das der oberen jedoch nur in geringem Maße, gefördert zu sein scheint. Besonders stark ist das Auseinandergehen beider Hälften im Falle, wo keine Dekapitation stattfindet, also die Kotyledonen und die ganze Sproßspitze erhalten bleiben, zumal, wenn diese Spitze noch mit einem Gewicht, z. B. Wachsstücken, belastet wird. Dies Verhalten findet seine Erklärung darin, daß die Krümmung durch das erhöhte Gewicht erschwert wird und die Wirkung des geotropischen Reizes auf beide Hälften vergrößert ist.

Auch bei *Ricinus communis* wurde ein Auseinanderklaffen beider Hälften erreicht, jedoch nicht so stark wie bei Lupinen.

Versuche mit *Mirabilis longiflora* ergaben im Wesentlichen dasselbe Resultat.

Eine interessante Beobachtung machte ich mit Sprossen von *Silphium Hornemannii:* Den vierkantigen Stengel dieser Pflanze kann man in doppelter Weise längs spalten, nämlich entweder parallel einer Seite des Schnittquadrates oder in der Richtung der Diagonale. Der Effekt ist in beiden Fällen verschieden. Wenn beide Hälften oben durch eine Brücke oder durch Bandagen verbunden aus horizontaler Lage sich geotropisch aufrichteten, so lagen sie bei parallel zur Seitenflanke geführtem Schnitt fest beisammen. Das Auseinanderrücken, welches allerdings bisweilen zu beobachten war, hatte hier offenbar eine andere Ursache als das vorher bei

Lupinus beschriebene. Hier spielt nämlich die untere Hälfte die Rolle einer Bogensehne. Augenscheinlich ist hier die obere Hälfte zu lang, oder besser, die untere Hälfte hat mit ihrer Streckung dem Bedürfnis der Krümmung nicht rasch genug folgen können.

Anders verhält es sich, wenn die Sprosse von *Silphium* nach der Diagcnale gespalten werden. In diesem Falle beobachten wir dieselbe Erscheinung wie früher bei Lupinen- und bei anderen Sprossen mit rundem Querschnitt. Dabei äußert sich das Auseinandergehen hier schon in 24 Stunden, während es bei Lupinen erst später einsetzte.

Eine andere Serie von Versuchen hatte den Zweck, das Verhalten unsymmetrisch gespaltener Stengel beim geotropischen Aufkrümmen zu studieren. Dabei wurden Hypokotyle von Lupinen wie bei den früher beschriebenen Versuchen behandelt. Der unsymmetrische Schnitt wurde so geführt, daß auch auf die schwächere Hälfte noch etwas Mark kam. Denn Sprosse, bei denen die eine Spalthälfte nur Rindengewebe darstellt, zeigen auch hier ein besonderes Verhalten, wie später erörtert werden soll. Folgende Tabellen enthalten die Resultate der Versuche:

Tabelle VI:

a) Sprosse dekapitiert, vollständig und zwar unsymmetrisch gespalten, an zwei Stellen mäßig fest gebunden; beim Horizontalliegen die dünnere Hälfte nach unten.

Urspr. Länge		Zuwüchse nach Stunden				Ges.-Zuw.
		20	44	60	100	
41	O U	0 2	1 1	0 0,5	0 0,5	1 4
41	O U	1 1	0,5 1	0 0,5	0 3,5	1,5 6
40	O U	0,5 1	0,5 1,5	0 2,5	0 1	1 6
40	O U	0 1,5	0,5 2	0 0	0 0,5	0,5 4
39	O U	1 1,5	0 1	0 0,5	0 1,5	1 4,5

b) Unvollständig gespalten.

Urspr. Länge		Zuwüchse nach Tagen					Ges.-Gew.
		1	2	3	4	5	
35	O U	1 1	0 1,5	0 3	0 1	0 0	1 5,5
41	O U	0,5 1	0,5 2	0 3	0 2	0 0,5	1 8,5
39	O U	0,5 2	0 2	0 2,5	0 1	0 0	0,5 7,5

Tabelle VII.

Die dünnere Spalthälfte liegt oben.

a) Vollständig gespalten und gebunden.

Urspr. Länge		Zuwüchse nach Tagen 1	2	3	4	Ges.-Zuw.
42	O U	0 5	0 2	0 1	0 0	0 8
42	O U	0 4	0 3	0 0	0 0	0 7
39	O U	0 5,5	0.5 2,5	0 1	0 1	0,5 10
50	O U	0 6	0 4	0 0	0 0	0 10
51	O U	0 3,5	0 1.5	0 0	0 0,5	0 5,5

b) Unvollständig gespalten, vorn eine kurze Gewebebrücke.

Urspr. Länge		Zuwüchse nach Tagen 1	2	3	4	5	Ges.-Zuw.
40	O U	0 5	0 3	0 2,5	0 1	0 0	0 11,5
42	O U	0 5	0 4	0 2	0 1	0 0	0 12
46	O U	0 4	0 2	0 2	0 1	0 1	0 10

Es ergibt sich also eine Disharmonie des Wachstums auch bei unsymmetrischer Spaltung. Trotzdem die obere Hälfte dicker ist und nach den Erfahrungen an den vertikal stehenden Objekten infolgedessen ein stärkeres Wachstumsbestreben hat als die dünnere untere, so induziert der geotropische Reiz dennoch gerade bei dieser die intensivere Wachstumstätigkeit. Nimmt die dickere Hälfte die untere Lage ein, so tritt die Krümmung sehr rasch ein, und das Auseinandergehen beider Hälften erfolgt ebenso schnell. Liegt dagegen die dickere Hälfte nach oben, so zeigt sie entgegen ihrem Verhalten bei symmetrischer Spaltung bei der asymmetrischen Spaltung noch Zuwüchse. Dabei bleibt der Stengel auch nach 24 Stunden fast gerade. Erst später stellt die obere Hälfte ihr Wachstum ein, die untere aber setzt ihr Wachstum fort, es tritt wieder eine Disharmonie im Wachstum beider Hälften ein, und wir bekommen wieder das Klaffen beider Hälften. Der Antagonismus

beider Flanken äußert sich erst später. Daß die Disharmonie nicht etwa durch die Verwundung und ihre Folgen bedingt wird, ersieht man daraus, daß sich ein auffallender Unterschied zwischen runden und vierkantigen Stengeln zeigte, trotzdem der Faktor der Verwundung derselbe war.

Ich möchte in Kürze die Erscheinungen schildern, welche dann eintreten, wenn der Sproß so gespalten wird, daß die eine Hälfte nur aus Rinde besteht. Hypokotyle von *Lupinus* haben eine verhältnismäßig starke Rinde und gestatten, solche Versuche leicht durchzuführen. Man kann an den Hypokotylen diese Rindenstreifen so abspalten, daß dieselben oben und unten mit dem Hypokotyl in Verbindung bleiben. Die so operierten, vertikal in einen feuchten Raum versetzten Hypokotyle zeigten nach 20 Stunden eine starke Krümmung nach der dünneren Hälfte hin.

Messungen an fünf Objekten ergaben, daß das Rindenstück eine Verlängerung von nur 1—2 mm aufwies, während die andere Hypokotylhälfte einen Zuwachs von 6—10 mm erkennen ließ. Da bekanntlich die Rinde zu selbständigem Wachstum nicht befähigt ist, so ist es wahrscheinlich, daß die beobachtete schwache Verlängerung durch den Zug herbeigeführt worden ist.

Werden die nach obiger Angabe operierten Hypokotyle dagegen horizontal gelegt, sodaß der abgespaltene Rindenstreifen nach unten gekehrt ist, so bildet derselbe hier, entsprechend seinem Verhalten in vertikaler Stellung, ein Hindernis für die Aufkrümmung. Meine Versuche ergaben nämlich zu Anfang sehr ungleichmäßige Resultate. Einige Hypokotyle zeigten nach 20 Stunden eine S-förmige Krümmung, wobei der Bogen derselben in der unteren Spalthälfte abwärts, in der oberen aufwärts gerichtet war. Hierbei war die charakteristische Abhebung des Rindenteiles von der anderen Hälfte zu beobachten. In anderen Fällen glich die Krümmung fast vollständig einer normalen geotropischen Aufkrümmung, nur daß der Krümmungsradius ziemlich hohe Werte behielt. Wie die Untersuchung ergab, trat der erste Fall, also die S-förmige Krümmung, immer nur dann ein, wenn der Rindenstreif von Anfang an nur lose der benachbarten Hälfte anlag: Deshalb wurden bei einer anderen Reihe von Versuchen die Sprosse bandagiert. Sodann ergaben alle Versuche das gleiche Resultat, nämlich starke Aufkrümmung nach 20 Stunden ähnlich einer normalen Krümmung. Allerdings war bei dieser Versuchsanstellung nach einigen Tagen stets ein Zerreißen des Rindenstreifens zu beobachten. In dieser Weise spielt also das gegenseitige feste Anliegen beider Hälften bei fehlender lebendiger Kontinuität eine Rolle für das Zustandekommen der Krümmung. Was die Deutung dieser Vorgänge anbelangt, so könnte man glauben, daß die Zugwirkung bei vertikaler Lage des Hypokotyls geringer sei als in der horizontalen Orientierung; denn das geotropisch sich aus der Horizontallage aufrichtende Organ hat vermutlich die größere Energie gegenüber dem durch die hemmende Rinde aus der vertikalen Lage abgelenkten Hypokotyl. Es wäre schließlich auch denkbar, daß die dichte Berührung beider Hälften insofern eine Rolle spielt, als die-

selbe einen Austausch etwaiger sich in der stärkeren Hälfte bildenden Stoffe ermöglicht, welche das Wachstum der Rinde begünstigt. Erwähnt sei noch, daß bei dieser Art von Spaltung, wo also die Rinde eine Strecke weit abgetrennt, jedoch oben und unten noch in natürlicher Verbindung mit der anderen Spalthälfte gelassen wird, die geotropische Aufkrümmung nur unbedeutend verlangsamt ist gegenüber der beim intakten Organ. Ich will endlich noch bemerken, daß der Versuch, ein Hypokotyl geotropisch zu induzieren und sodann den unteren Rindenstreifen abzuspalten, kein positives Resultat ergab, da keine Beförderung des Wachstums dieses Streifens als Nachwirkung der Induktion erfolgte.

Während das Bisherige sich auf meine Untersuchungen an Sprossen bezog, möchte ich im Folgenden auch einiges über meine mit Wurzeln angestellten Versuche berichten. Bekanntlich unterscheiden sich Stengel und Wurzel u. a. durch die verschiedene Verteilung von Perzeption und Aktion bei Reaktionen auf äußere Reize. Bei den Wurzeln ist meistens die Perzeptionsfähigkeit in der Wurzelspitze lokalisiert, während die Reaktion selbst an anderen an sich nicht empfindlichen Stellen stattfindet. Eine solche auffällige Trennung wird bei Stengeln nicht beobachtet. Mit Rücksicht auf diese Sachlage erscheint es nicht uninteressant, einen Vergleich der Erscheinungen vorzunehmen, welche gespaltene Stengel gegenüber gespaltenen Wurzeln zeigen.

Versuche an gespaltenen Wurzeln von *Vicia Faba* wurden von Sachs (l. c.) ausgeführt. Beide Hälften krümmten sich in horizontale Lage versetzt abwärts und zeigten dabei einen großen Unterschied im Wachstum. Diesen Unterschied brachte Sachs in Zusammenhang mit den normalen Differenzen im Wachstum beider Flanken bei der geotropischen Krümmung. Czapek[1]) bestritt diese Ansicht. Er ist der Meinung, daß jede Hälfte nach der Operation anders arbeitet als im organischen Verbande: „Das stärkere Wachstum der oberen Längshälften ist einfach die entsprechende Reaktionsweise der isolierten Hälften. Diese Erscheinungen sind aber Effekt der Operation und nicht zu verwechseln mit den normalen Vorgängen bei geotropischer Krümmung intakter Wurzeln.“ Meine wenigen mit Wurzeln ausgeführten Versuche bestätigen die Ansicht von Sachs. Bei ganz gespaltenen Wurzeln von *Vicia Faba* und *Lupinus albus* fand in feuchter Erde ebenfalls eine ungemein starke Verlängerung der oberen Hälfte und ein Zurückbleiben der unteren statt. Noch besser als mit den ganz freien Hälften gelingen diese Versuche, wenn beide Hälften mittels Baststreifen gebunden werden. Die Versuche wurden ähnlich denen mit Hypokotylen von Lupinen gemacht. Wurzeln von *Vicia Faba* und *Lupinus albus* wurden auf eine Strecke von 10 mm möglichst symmetrisch gespalten, wobei jedoch an der Spitze 0,5 mm intakt gelassen wurden. In diesem Falle zeigten alle Wurzeln nach 24 Stunden in feuchter Erde eine Krümmung von derselben Form, welche für gespaltene und partiell gebundene Lupinensprosse

[1]) Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 32. 1898. p. 231.

charakteristich ist, mit dem Unterschied natürlich, daß die Sehne des Bogens hier unten lag.

Werden den Wurzeln die Spitzen 1,5 mm weit abgetrennt und dann die oben beschriebenen Versuche von neuem ausgeführt, so wachsen beide Hälften gerade und zeigen keinen wesentlichen Unterschied in der Verlängerung.

Diese Versuchsergebnisse zeigen eine große Analogie mit den Erscheinungen, welche bei Stengeln beobachtet wurden, und es liegt keine Notwendigkeit vor, die Ursache des Unterschiedes im Wachstum beider Wurzelhälften in der Verwundung zu suchen.

b) Reaktionen bei verhinderter Krümmung.

Nachdem sich nun herausgestellt hat, daß beide getrennte Hälften eines geotropisch sich krümmenden Organes bei ungehinderter Krümmung keine Harmonie im Wachstum zeigen, erscheint es nicht uninteressant, das Verhalten beider Spalthälften auch in dem Falle zu verfolgen, wo der geotropische Reiz längere Zeit auf sie einwirkt, die Krümmung aber künstlich verhindert wird. Zuerst gilt es hier, zu fragen: Wie verhalten sich beide Hälften, wenn dieselben sich in lebendiger Kontinuität befinden? Mit anderen Worten: Wie verhalten sich intakte Organe in horizontaler Lage bei verhinderter Krümmung? Werden Hypokotyle von *Lupinus* in eine Glasröhre in die horizontale Lage versetzt, so daß die Krümmung verhindert wird, so ist die Verlängerung derselben nach einigen Tagen nicht größer als 2 mm, während bei normaler Krümmung das Wachstum der Mittellinie viele Millimeter beträgt. Bei dem Antagonismus der verlängernden und verkürzenden Komponenten überwiegen daher bei verhinderter Krümmung die verlangsamenden Kräfte. Bei dem Spalten des Organes nach der Mittellinie wird die gegenseitige Hemmung beider Hälften aufgehoben. Es fragt sich, wie sich diese getrennten Hälften bei verhinderter Krümmung verhalten werden. Wir verdanken Copeland[1]) die Untersuchung dieser Frage. Sprosse von verschiedenen Pflanzen wurden gespalten. Die erhaltenen Hälften wurden in Glasröhren befestigt in horizontale Lage versetzt, und zwar einige mit der Schnittfläche abwärts, andere mit der Schnittfläche nach oben. Das Wachstum von beiden wurde gemessen und mit dem von vertikal orientierten Hälften verglichen. Nach 48 Stunden wurden in allen drei Fällen Unterschiede gefunden. Auf Grund dieser Versuche kommt Copeland zu dem Schluß: „That the rate of growth of an isolated half stem is greater, in general perhaps twice as great, if it occupies the position of the inferior half of an innujuried prostrate stem, than if it is in the position of the superior half." Bezeichnen wir, sagt Copeland, das Wachstum der vertikalen Hälften durch die Zahl 100, so berechnet sich dasjenige der horizontalen Hälften mit der Schnittfläche nach unten zu 88,5, und das der horizontalen Hälften mit der Schnittfläche aufwärts zu 178,9. Copelands Versuche

[1]) Botanical Gazette. Bd. 29. 1900. p. 189.

berechtigen schon zu dem Schluß über die Aktivität der beiden Sproßhälften bei der Krümmung: The behavior of split stems emphasizes the fact that geotropic irritability is dependent upon the relative positions of the tissues of the stem; and seems to me to point toward a more intimate connection of the perception of the stimulus with the execution of the response than we have hitherto felt justified in assuming. The execution of the response by whole stems does not demonstrate any transverse transmission of a stimulus by which the halves compare their positions, for the behavior of the separate halves stows that no comparison is required."

Es ist interessant, Copelands Versuche zu erweitern. Seine Methode gestattet es, das Verhalten getrennter Hälften etwas ausführlicher zu studieren. Es ist nur notwendig, die Beobachtungen über das Wachstum der Hälften längere Zeit fortzusetzen, um zu bestimmen, wie groß im äußersten Falle der Unterschied im Wachstum beider Hälften werden kann. Der Beobachter physiologischer Vorgänge muß ja allgemein den betreffenden Prozeß immer möglichst bis zu Ende verfolgen, wenn er keine voreiligen Schlüsse ziehen will. Besonders gilt das für Versuche, die operative Eingriffe erfordern, weil die Folgen der Verwundung gewöhnlich erst nach einiger Zeit verschwinden. Für die mich interessierende Frage hat die Ausdehnung der Beobachtungen auf längere Zeit besondere Bedeutung, wie aus folgendem hervorgeht.

Meine Versuche wurden nach einer Methode ausgeführt, die sich wenig von der Copelandschen unterscheidet. Hypokotyle der Lupinen wurden nach Entfernung von Kotyledonen und Vegetationsspitzen möglichst symmetrisch in zwei Hälften gespalten, die jedoch an der Basis in Verbindung blieben. Diese Sprosse wurden dann in Glasröhren befestigt. Dies geschah durch Anbringen eines Gypsringes an den Basen der Glasröhren. Die Röhren wurden so in einem dunklen, dampfgesättigten Zinkkasten befestigt, daß die Schnittflächen horizontal lagen; andere Röhren wurden vertikal gestellt. Die Temperatur betrug bei diesen Versuchen 18—19°. Es wurden etiolierte Objekte verwendet.

Folgende Tabellen enthalten die Zuwüchse in beiden Hälften in Millimeter (dekapitierte Hypokotyle von *Lupinus albus*):

Tabelle VIII.

Beide Hälften vertikal.

a) Die ganze Zeit vertikal.

Urspr. Länge	Zuwüchse nach Tagen						Ges.-Zuw.
	1	2	3	4	5	6	
63	3	3	2	2	0,5	0	10,5
59	2	3	2	2	1	0	10
61	1,5	1,5	2	1	0	0	6
63	2	2,5	2	2	1	0	9,5

b) Beide Hälften zuerst vertikal, nach einem Tage horizontal gelegt.

Zuwüchse nach Tagen							Ges.-Zuw.
1		2	3	4	5	6	
3	O	0	0	0	0	0	3
	U	6	6	6	2	0	23
2,5	O	0	0	0	0	0	2,5
	U	4	3	1	0	0	10,5
2,5	O	0,5	0	0	0	0	3
	U	4	4	2	0	0	12,5
2	O	0	0	0	0	0	2
	U	5	5	5	0,5	0	17,5
2	O	0	0	0	0	0	2
	U	4	4	3	0	0	13

Tabelle IX.

Von Anfang an horizontal.

Urspr. Länge		Tage						Gesamtzuwachs i. d. Versuchszeit
		1	2	3	4	5	6	
65	O	0,5	0	0	0	0	0	0,5
	U	6	6	6	5	3	0	26
62	O	0,5	0	0	0	0	0	0,5
	U	6	8	6	5	4	0	29
61	O	0,5	0	0	0	0	0	0,5
	U	6	5	3	0,5	0	0	14,5
55	O	1	0	0	0	0	0	1
	U	4	4	5	5	3	0	21

Tabelle X.

Horizontal, am zweiten Tage um 180° gedreht.

Urspr. Länge	Tage								Ges.-Zuw. i. d. Versuchszeit
		1		2	3	4	5	6	
60	O	0,5	U	7	7,5	2,5	0	0	17,5
	U	6	O	1	0	0	0	0	7
59	O	1	U	4	4	0,5	0	0	9,5
	U	6	O	2	0	0	0	0	8
62	O	0,5	U	5	5	7	2	0	19,5
	U	6	O	0,5	0	0	0	0	6,5

Tabelle XI.
Zuerst horizontal, am zweiten Tage vertikal gestellt.

Urspr. Länge		Tage 1	2	3	4	5	6	Ges.-Zuw.
62	O	0	2	1	0	0	0	3
	U	3	0	0	0	0	0	3
62	O	0	3	2,5	0,5	0	0	6
	U	7	2	0	0	0	0	9
61	O	0	3	3	4	2	0,5	12,5
	U	5	2	2	1,5	0,5	0	11
63	O	0	4	5	5	2	0,5	16,5
	U	2	3	3	3	1	0	12

Unsere Versuche mit *Lupinus* ergeben also, daß sich bei den durch medianen Längsspalt halbierten Objekten das Wachstum nach der Überführung in horizontale Lage (Spalthälfte horizontal) erheblich ändert. Denn in abwärts gewandten Hälften tritt gegenüber den in Vertikallage befindlichen Spalthälften erhebliche Beschleunigung des Wachsens ein, während dieses in den aufwärts gewandten Hälften sehr stark gehemmt wird. Diese Hemmung geht so weit, daß diese so oben liegende Hälfte (Schnittfläche abwärts schauend) das Wachstum so gut wie ganz einstellt. Der kleine Zuwachs am ersten Tage (0,5—1 mm meist nicht überstehend) kann wohl als Nachwirkung, d. h. Folge davon angesehen werden, daß es eine gewisse Zeit bedarf, bis nach dem Horizontallegen die Reizwirkung zur vollen Geltung kommt.

So lange das Wachstum in der abwärts gewandten Hälfte fortschreitet, vergrößert sich also die Längsdifferenz der beiden Spalthälften, die endlich bei den von uns angewandten Objekten — Hypokotylen von *Lupinus* — bis zu 30 mm stieg. Im Vergleich mit ähnlichen gespaltenen Objekten, die in vertikaler Stellung gehalten wurden, ist dann schließlich die abwärts gewandte Hälfte um ca. 20 mm länger, während die aufwärts gewandte Hälfte um ca. 10 mm kürzer ist. Hieraus ist zu ersehen, wie ansehnlich die Zuwachsbeschleunigung ist, welche die abwärts gewandte Hälfte erfährt. Naturgemäß fallen diese Differenzen, je nach der Zeitdauer der Versuche, der Natur und den Entwickelungsstadien der Objekte verschieden, aber immer in besagtem Sinne für Stengel aus.

Durch geotropische Reizung wird somit auch an den isolierten Längshälften eine ähnliche Änderung in der Zuwachstätigkeit erzielt, wie sie ein intakter Sproß bei geotropischer Reaktion erfährt. Wie bei diesem erfolgt auch an den Spalthälften (die an Krümmung gehindert sind) endlich Auswachsen. Nach vorstehenden Versuchen tritt das Erlöschen des Wachsens ungefähr zu gleicher Zeit bei intakten, vertikal stehenden Sprossen und den horizontal in Glasröhren gehaltenen Spalthälften ein.

So lange Wachstum resp. Wachstumsfähigkeit noch nicht erloschen sind, führt die Veränderung der Lage an den horizontal gehaltenen Sprossen eine entsprechende Modifikation der Wachstumstätigkeit herbei. Wird also das Objekt in Horizontallage um 180° gedreht, so daß die bisher abwärts gewandte Hälfte nun nach oben zu liegen kommt, so wird nunmehr das Wachstum in dieser Hälfte gehemmt, während in der bisher nicht wachsenden oberen Hälfte infolge der veränderten geotropischen Reizlage das Wachstum aufgenommen wird. Dieses geschieht auch, jedoch in gewissem Grade, wenn der gespaltene Sproß aus der Horizontallage in die normale Vertikallage gebracht wird. In diesem Falle ist demgemäß auch die Wachstumshemmung geringer für die bisher abwärts gewandte Hälfte. Nachdem Wachstumsfähigkeit ausgeklungen, ist natürlich kein Erfolg mehr zu erzielen.

Analoges findet man auch bei Versuchen mit intakten Sprossen. Denn mit Umkehren in Horizontallage tritt ein beschleunigtes Wachsen an der bisher gehemmten Konkavseite und Hemmung an der nun zur Konkavseite werdenden bisherigen Unterseite ein. Ebenso erfolgt auch mit Vertikalstellung Ausgleichung der Krümmung an den noch wachstumsfähigen Objekten. Es ist das eine Folge davon, daß die bisherige Wachstumshemmung (durch geotropische Reizung) auf der Konkavflanke aufgehoben wird. Dazu treten noch Reizwirkungen aus dem Krümmungseffekt und andere Faktoren.

Bei bisherigen Versuchen mit *Lupinus* waren die Reservestoff enthaltenden Kotyledonen entfernt, und es wird also mit der Zeit gewisser Nahrungsmangel eintreten. Um das zu vermeiden, wurden auch einige Versuche gemacht, in welchen sich an der einen Spalthälfte ein Kotyledon und außerdem die Plumula befanden. Bei diesen Experimenten wurde zunächst ein Kotyledon entfernt und dann die Spaltung so vollführt, daß die eine Hälfte in besagter Weise mit einem Samenlappen und Sproßspitze versehen war, während die andere eine kotyledonfreie Längshälfte vorstellte, wie sie beim Längsspalten des dekapitierten Hypokotyls genommen wird. In diesen Versuchen wurde die Wurzel sowie das gespaltene Hypokotyl ebenfalls in eine Glasröhre geschoben und zwar so weit, als es der Samenlappen erlaubte. Wenn dieser dann durch den Zuwachs von der Glasröhre fortgerückt war, wurde die Pflanze wiederum so weit eingeschoben, bis der Samenlappen der Mündung der Glasröhre angepreßt war. Um solches zu ermöglichen, waren weder Wurzel noch Hypokotyl in der Glasröhre fixiert. Der Abstand von der Insertionsstelle des Stiels des Kotyledons und dem Wurzelhals ergab in diesem Falle den Zuwachs. Praktisch wurde dieser mit für uns zureichender Genauigkeit dadurch bestimmt, daß man die Lage des Wurzelhalses zu Beginn des Versuches und nach dem jedesmaligen Wiederhereinschieben der Pflanze durch einen Tuschestrich auf der Glasröhre markierte. Der Abstand dieser Marken ergab ja direkt den Zuwachs in den betreffenden Zeiten. In den folgenden Tabellen sind die Resultate der Versuche zusammengestellt:

Tabelle XII.

Zuwüchse vertikaler, nicht dekapitierter Spalthälften von *Lupinus albus* in Millimeter.

Urspr. Länge	Nach Tagen										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
60	2	4	9	7	5	4	2	1	0	0	0
50	2	2.5	5	2	1	1	1	0	0	0	0
43	3	4	9	7	5	3	2	1	1	0	0
50	2	3	8	10	6	3	2	1	1	0	0
60	2	2	6	5	5	2	2	2	2	1	0
60	2	2	5	10	8	6	5	3	2	2	0

Tabelle XIII.

Horizontal, Schnittfläche aufwärts gekehrt.

Urspr. Länge	Nach Tagen											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
55	5	5	13	15	7	6	5	5	5	3	2	0
65	3	3	7	9	5	5	4	3	3	2	0	0
60	2	3	6,5	7	4	4	4	3	2	2	1	0
55	3	3	7	7	0[1])	0	0	0	0	0	0	0

[1]) Um 180° gedreht.

Tabelle XIV.

Horizontal, Schnittfläche abwärts gekehrt.

Urspr. Länge	Nach Tagen										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
62	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
76	0,5	0,5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
67	0	0	5[1])	6	4	3	3	1	0	0	0
63	1	1	0	0	0	5[1])	6	3	1	1	0

[1]) Um 180° gedreht.

Die Resultate fielen im wesentlichen gleich aus wie die schon berichteten. Die Dauer des Wachstums beträgt meistens 10—11 Tage, der Unterschied im Wachstum vertikaler und der unteren horizontalen Hälften ist nicht so groß wie bei den dekapitierten Hälften. Bei der Drehung der unteren Hälften um 180° hört das Wachstum bald auf.

Die letzte Tabelle enthält die Resultate der Versuche mit den Hälften, deren Schnittfläche abwärts gekehrt war. In allen in den Tabellen angeführten Fällen ist der Zuwachs gleich Null. Ich muß jedoch bemerken, daß in anderen Fällen schwache Zuwüchse erhalten wurden, welche sich nach 6—7 Tagen ansehnlich vergrößerten. Das geschah immer dann, wenn die Spitzen von Anfang an eine schwache Krümmung zeigten, was sehr oft der Fall war, wenn der obere Teil des Hypokotyls bedeutend dünner war als die älteren Teile. Diese nicht ganz horizontale Lage war auch die Ursache, warum der obere Teil mit dem Kotyledon bald eine fast vertikale Lage einnahm. Solche Objekte wurden weiteren Beobachtungen nicht unterworfen. In anderen Fällen zeigten die Hälften gar keinen wirklichen Zuwachs. Das Unterbleiben des Wachsens konnte aber keineswegs dem Umstande zugeschrieben werden, daß diese Objekte etwa schwer von der Operation mitgenommen waren und überhaupt nicht mehr wachstumsfähig waren, wie folgende Versuche zeigen. Nachdem die Hälften schon einige Tage keinen Zuwachs gezeigt hatten, wurden sie um 180° gedreht, um zu bestimmen, ob das Wachstum nach einem fortdauernden Stillstand hierdurch wiedererweckt werden könne. Wie sich herausstellte, war dies wirklich der Fall, und zwar bei allen Objekten nach 3, 5, 7 und 9 Tagen, d. h. die Fähigkeit des Wachstums bleibt auf dieselbe Zeit erhalten, welche vertikale Hälften wachsen. In dieser Weise wird also das Wachstum gehemmt, so lange Objekte dem entsprechenden geotropischen Reiz unterworfen sind; es geht jedoch nicht auf immer verloren, sondern kehrt jedesmal bei der Drehung um 180° zurück. Für die ausgeführten Versuche wurden Hypokotyle von *Lupinus* gewählt, weil dieses Objekt bedeutende Unterschiede im Wachstum der Spalthälften zeigt. Andere Pflanzen, wie *Ricinus communis* und *Phaseolus multiflorus*, erwiesen sich für diese Versuche als weniger geeignet, weil das Wachstum der operierten Teile bei ihnen früher stillstand als bei *Lupinus*. Gute Resultate zeigte jedoch noch *Helianthus annuus*.

Zusammenfassung der Resultate.

Werden Sprosse median längsgespalten, so tritt im allgemeinen eine gewisse Verlangsamung des Wachstums ein. Doch wachsen bei normaler Vertikalstellung beide Teilhälften gleichmäßig und gleichschnell weiter.

Bringt man solche gespaltene Sprosse von *Lupinus albus* in Horizontallage (in Glasröhren), so daß die Spaltfläche horizontal liegt, so erfährt infolge der geotropi-

schen Reizung die abwärts gewandte Hälfte eine erhebliche Wachstumsbeschleunigung, die aufwärts gewandte Hälfte aber eine so starke Hemmung, daß das Wachstum ganz sistiert werden kann. Auf diese Weise kommt also mit der Zeit eine ganz ansehnliche Längendifferenz beider Hälften zustande. Klar treten solche Verhältnisse hervor, wenn wegen geringer Gewebespannung (wie bei etiolierten Lupinen) die Sproßhälften nicht klaffen und außerdem durch Einschieben in Glasröhren Krümmungen vermieden und Objekte in dieser Lage zwangsweise gehalten werden.

In den horizontal gehaltenen Teilhälften *(Lupinus)* erlischt die Wachstumstätigkeit bezw. Wachstumsfähigkeit ungefähr ebensoschnell wie in den normal vertikal stehenden Spalthälften. Wenn das geschehen, ruft eine Lagenänderung keine Reaktion hervor. Zuvor wird indeß durch Drehung um 180° um die horizontale Achse in der nach oben gewandten zuvorigen Unterhälfte das Wachstum gehemmt, in der nun nach abwärts gerichteten bisherigen Oberhälfte aber beschleunigt. Auch beim Vertikalstehen werden entsprechende Hemmungen und Beschleunigungen ausgelöst (nach Maßgabe der noch vorhandenen Wachstumsbefähigung).

Die bezüglichen Hemmungen und Beschleunigungen, wie sie an intakten Objekten bei geotropischer Reaktion eintreten, stellen sich also auch an den gespaltenen Hälften ein, sind also von der lebendigen Kontinuität von Ober- und Unterseite unabhängig. Wo solche vorhanden, werden infolge des Zusammenhangs mechanische Zug- und Druckwirkungen eine Rolle spielen. Ebenso sind anderweitige Reizregulationen nicht ausgeschlossen für Erzielen von harmonischem Zusammenwirken.

Bis zu gewissem Grade kommen solche mechanische Effekte auch zur Geltung, wenn die beiden Spalthälften mit Baststreifen zusammengebunden werden und dann geotropisch gereizt wird. Indeß trat zumeist ein mehr oder minder ausgeprägtes Gleiten aufeinander bei den nach ungleicher Länge strebenden Hälften ein.

Eine herausgeschnittene Mittellamelle, bei der durch die Längsschnitte an zwei opponierten Seiten die Gefäßbündelelemente entfernt sind, reagieren gut geotropisch, wenn die Schnittfläche vertikal gestellt wird. Ist diese horizontal gerichtet, so erfolgt keine geotropische Reaktion. Eine solche tritt, wenn auch in mäßigem Grade, aber ein, wenn der Sproß zuvor geotropisch induziert wurde und dann, bevor Reaktion eintrat, die Mittellamelle in entsprechender Weise herausgeschnitten wird. Es wird dadurch erwiesen, daß das Mark (sowie in dieser Lage auch die

vorhandenen Gefäßbündelelemente) den geotropischen Reiz nicht perzipieren, jedoch an sich aktionsfähig sind. [Diese Versuche wurden mit den sehr geeigneten Stengeln von *Silphium* angestellt.]

Die vorliegende Arbeit wurde im Leipziger Botanischen Institute ausgeführt. Dem Vorstand desselben, Herrn Geheimrat Professor Dr. W. Pfeffer, bin ich für die Leitung der Arbeit zu großem Danke verpflichtet. Auch den Herren Professoren Dr. Miehe und Dr. Nathansohn möchte ich meine Dankbarkeit ausdrücken.

Variation der Anzahl der Strahlblüten bei einigen Kompositen.

Von

Paul Vogler, St. Gallen, Schweiz.

Mit 5 Abbildungen im Text.

Aus zahlreichen variationsstatistischen Untersuchungen bei Kompositen, Umbelliferen etc. ergab sich, daß für die Variation der Anzahl gleichwertiger Organe meist mehrgipflige Kurven gefunden werden, deren Gipfel in der Regel auf den Haupt- oder Nebenzahlen der sog. Fibonaccireihe liegen.[1]) Um ein ausnahmsloses Gesetz handelt es sich dabei aber nicht, da auch Gipfelzahlen aus anderen Reihen[2]) vorkommen können. Die Untersuchungen dürfen also noch nicht als abgeschlossen betrachtet werden, und ich glaube darum, daß alles, was an weiterem Tatsachenmaterial beigebracht wird, für den Variationsstatistiker Wert haben dürfte. Das ist der Grund, warum ich die folgende bescheidene Arbeit an dieser Stelle zur Publikation bringe. Ein Teil des Beobachtungsmaterials läßt sich nämlich unter das „Ludwigsche Gipfelgesetz" unterordnen, ein anderer Teil scheint eine Ausnahme zu machen.

a) **Chrysanthemum parthenium** (L.) Bernh.

Das Beobachtungsmaterial stammt aus dem Garten an der Rorschacherstraße, St. Gallen. Die Hauptmenge der Stöcke, deren Strahlblüten ausgezählt wurden, wuchs als üppige Kolonie auf gutgedüngtem Gartenboden; ihre Abstammung dürfte eine einheitliche sein; doch läßt sich das nicht mehr sicher nachweisen. Zum Vergleich wurde schon 1907 ein vereinzelter Stock, der abseits auf seit Jahren ungedüngtem Boden aufgegangen war, herbeigezogen.

[1]) Vergleiche namentlich die zahlreichen Arbeiten von Ludwig im Botan. Centralblatt; ihm zu Ehren wurde diese Gesetzmäßigkeit als „Ludwigsches Gipfelgesetz" bezeichnet.

[2]) Vergl. Vogler, Variat. Untersuchungen an den Dolden von *Astrantia major* L. (Beihefte z. Bot. Centralblatt. Bd. XXIV. 1908.)

Im Sommer 1909 konnte das Ergebnis des reichlicheren Materials von 1907 an spärlicherem Material nachkontrolliert werden. Trotz der absolut etwas kleinen Zahl der ausgewählten Blütenköpfchen ist das Resultat so klar und eindeutig, daß eine weitere Zähhlung vollständig überflüssig erscheint.

Die gefundenen Zahlen sind folgende:

1) Gedüngter Boden: üppige Kolonie 1907. n = 1750.

2 einzelne Stöcke 1909. n = 262.

Zahl der Strahlblüten:	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
Frequenz (1907):	—	7	40	144	145	152	163	167	187	224	238	250	34	9
Frequenz (1909):	1	—	4	15	15	22	21	26	29	36	27	61	5	—
Total (n = 2012):	1	7	44	159	160	174	184	193	216	260	265	311	39	9

(Vergl. die ausgezogene Kurve in Fig. 1.)

2) Ungedüngter Boden: 1 Stock 1907. n = 370.

Kleine Kolonie 1909. n = 159.

Zahl der Strahlblüten:	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
Frequenz (1907):	3	17	58	69	55	41	36	26	28	19	14	4	—
Frequenz (1909):	3	5	10	31	22	8	11	4	9	14	16	24	1
Total:	6	22	68	100	77	49	47	40	37	33	30	28	1

(Vergl. die punktierte Kurve in Fig. 1.)

Eine schönere Übereinstimmung mit dem „Ludwigschen Gipfelgesetz“ läßt sich kaum denken. Wir finden in beiden Kurven den Hauptgipfel alles überragend auf 21 bezw. 13 und je eine scharfe Knickung auf 13 bezw. 21. Und was für die beiden Gesamtkurven gilt, zeigt sich jeweils schon bei den Komponenten, selbst bei so kleiner Anzahl der Varianten, wie die Zählungen von 1909 aufweisen.

Ob hinter dem Gipfel auf 18 und der Knickung auf 19 in den beiden Sammelkurven etwas mehr als bloßer Zufall steckt, wage ich nicht ohne weiteres zu entscheiden; vielleicht liegt darin eine Andeutung für eine Entwicklung nach der Trientalisreihe (vergl. Vogler l. c.). Auffällig ist ferner, daß nur in der einen Sammelkurve eine schwache Andeutung eines Gipfels auf der ersten Nebenzahl 16 sich findet.

Sehr instruktiv zeigen meine Zahlen auch die Abhängigkeit der Lage des Gipfels von der Ernährung der betreffenden Stöcke. Es kann sich hier nach allem nicht um verschiedene Rassen handeln; die sprungweise Verschiebung des Gipfels ist nur bedingt durch den Ernährungszustand.[1])

[1]) Vergl. u. a. Vogler, Variationskurven bei *Primula farinosa.* (Vierteljahrsschrift der Züricher Naturf. Gesellschaft. XLVI. 1901.)

b) **Boltonia latisquama** A. Gray.

Es handelte sich für mich zunächst darum, als Illustration zum „Ludwigschen Gipfelgesetz" ein Beispiel zu bekommen für die höheren Werte der Reihe. Das veranlaßte mich, die Strahlblüten bei *Boltonia* auszuzählen. Dabei zeigte sich nach den ersten hundert Zählungen, daß ein größeres Material nötig sei, um zu eindeutigen Resultaten zu kommen. Da aber diese Zählungen sehr viel Zeit in Anspruch nehmen, und doch in kurzer Frist — zwei Tage Regenwetter genügen jeweils, die Boltoniablüten für weitere Zählungen unverwendbar zu machen — ausgeführt werden mußten, war ich gezwungen, Schüler für die Arbeit in Anspruch zu nehmen.

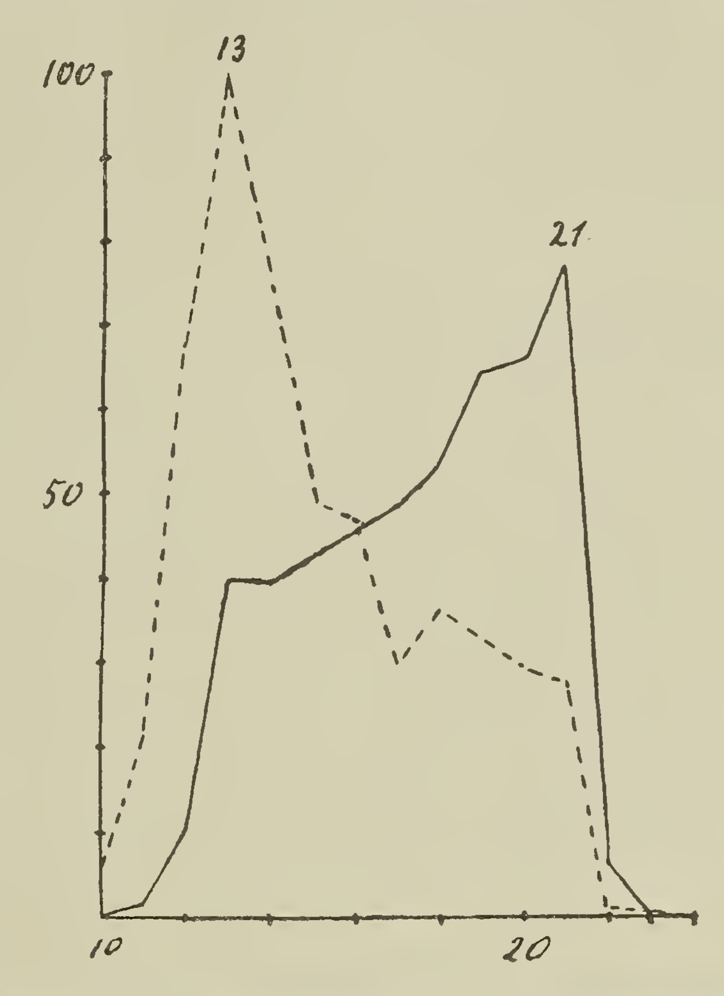


Fig. 1. Variationskurven der Strahlblüten von *Chrysanthemum parthenium* — von gedüngtem, ---- von ungedüngtem Boden (beide auf 500 reduziert).

Da ich die Zählungen jeweils von verschiedenen Klassen ausführen ließ, hatte ich im Vergleich der verschiedenen Klassenresultate eine Kontrolle über ihre Zuverlässigkeit; da zudem jeder Schüler auf einmal in der Stunde nur ca. 10 Köpfchen auszählte, dürften wohl diese Schülerzählungen den eigenen vollständig gleichwertig sein.

Im Jahre 1907 wurde mit den Zählungen begonnen und dabei drei Büsche getrennt gehalten: zwei im Garten an der Rorschacherstraße, einer im Stadtpark. Es wurden je 500 Köpfchen ausgezählt; ebenso im Jahre 1908 von den beiden gleichen Büschen im Garten; 1909 ebenso von diesen zweien und wieder von einem Busch im Stadtpark, von dem es sich aber nicht sicher feststellen ließ, ob es der gleiche sei wie 1907. Insgesamt wurden also 4000 Köpfchen ausgezählt, eine Anzahl, die eigentlich zur Entscheidung der Frage, ob *Boltonia* dem Ludwigschen Gipfelgesetz folge, vollständig genügen sollte.

Die gefundenen Zahlen sind folgende:

Garten 1.

Strahlblüten:	37	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60
1907:		—	—	—	—	1	2	1	1	1	7	14	16	20	25	43	46	42	47	43	42	27	19
1908:		1	1	1	1	4	1	6	3	5	11	13	33	21	34	29	31	35	26	23	21	27	28
1909:	1	2	—	—	—	1	4	4	5	5	8	10	21	23	43	29	35	33	43	23	33	29	23
Total:	1	3	1	1	1	6	7	11	9	11	26	37	70	64	102	101	112	110	116	89	96	83	70

Strahlblüten:	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81
1907:	22	12	13	12	2	11	1	5	1	5	3	3	3	2	1	1	2	1	1	1	1
1908:	22	16	13	27	17	6	12	5	1	1	3	2	1	5	4	1	1	3	2	2	1
1909:	13	18	16	20	7	8	8	5	7	3	3	1	5	5	—	1	2	—	2	1	—
Total:	57	46	42	59	26	25	21	15	9	9	9	6	9	12	5	3	5	4	5	4	2

Garten 2.

Strahlblüten:	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62
1907:	—	—	1	3	2	4	6	5	11	22	17	31	36	35	29	44	47	38	21	29	22	24	20	13
1908:	—	2	4	2	8	12	13	8	11	24	32	26	33	36	30	43	29	31	27	14	19	10	24	15
1909:	—	2	3	—	2	2	4	7	17	22	27	33	27	31	40	29	33	27	35	34	19	18	17	18
	—	4	8	5	12	18	23	20	39	68	76	90	96	102	99	116	109	96	83	77	60	52	61	46

Strahlblüten:	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80
1907:	18	3	8	6	1	2	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1908:	13	9	9	4	7	1	2	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—
1909:	9	6	9	8	8	5	1	2	3	1	1	—	—	—	—	—	—	—
Total:	40	18	26	18	16	8	3	4	3	1	2	1	—	—	—	—	—	—

Park.

Strahlblüten:	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58
1907:	—	—	—	2	—	1	3	1	1	2	6	3	9	10	17	19	24	32	41
1909:	1	—	—	1	2	3	5	10	9	18	29	20	29	36	44	49	54	33	36

Strahlblüten:	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77
1907:	37	41	56	46	27	25	23	15	15	12	6	4	8	3	3	6	1	1	—
1909:	19	25	20	19	8	13	4	4	2	2	—	2	—	1	1	1	1	—	—

Betrachten wir zunächst die 500er-Kurven, so finden wir die höchsten Gipfel je auf folgenden Zahlen: 56, 55, 56; 55, 54, 53; 61, 56. Also mit Ausnahme von Park 1907 alle auf oder in unmittelbarer Nähe der Fibonaccihauptzahl 55. Die Kurven sind aber noch sehr vielgipflich; die Nebengipfel lassen sich nicht in die Zahlenreihe einordnen.

Berechnen wir für jede 500er-Kurve: Mittelwert und Standardabweichungen, so erhalten wir folgendes Resultat:

	Mittelwert:	Standardabweichung:
Garten 1:		
1907	57,020 ± 0,27	± 6,04
1908	57,240 ± 0,31	± 6,99
1909	57,040 ± 0,29	± 6,48
Garten 2:		
1907	54,790 ± 0,24	± 5,34
1908	54,040 ± 0,23	± 5,08
1909	55,074 ± 0,26	± 5,83
Park:		
1907	60,544 ± 0,23	± 5,32
1909	55,534 ± 0,22	± 4,86

Diese Zahlen sind vor allem interessant durch die Konstanz der Werte von Garten 1 und 2 durch die drei Jahre hindurch. Für Garten 1 liegen die Abweichungen vollständig innerhalb der wahrscheinlichen Fehlergrenze, und auch für Garten 2 erreichten sie nicht das fünffache. Für Park dagegen ist die Differenz von 1907 und 1909 so groß, daß es sich hier wohl um zwei verschiedene Büsche handelt. (Fig. 2.)

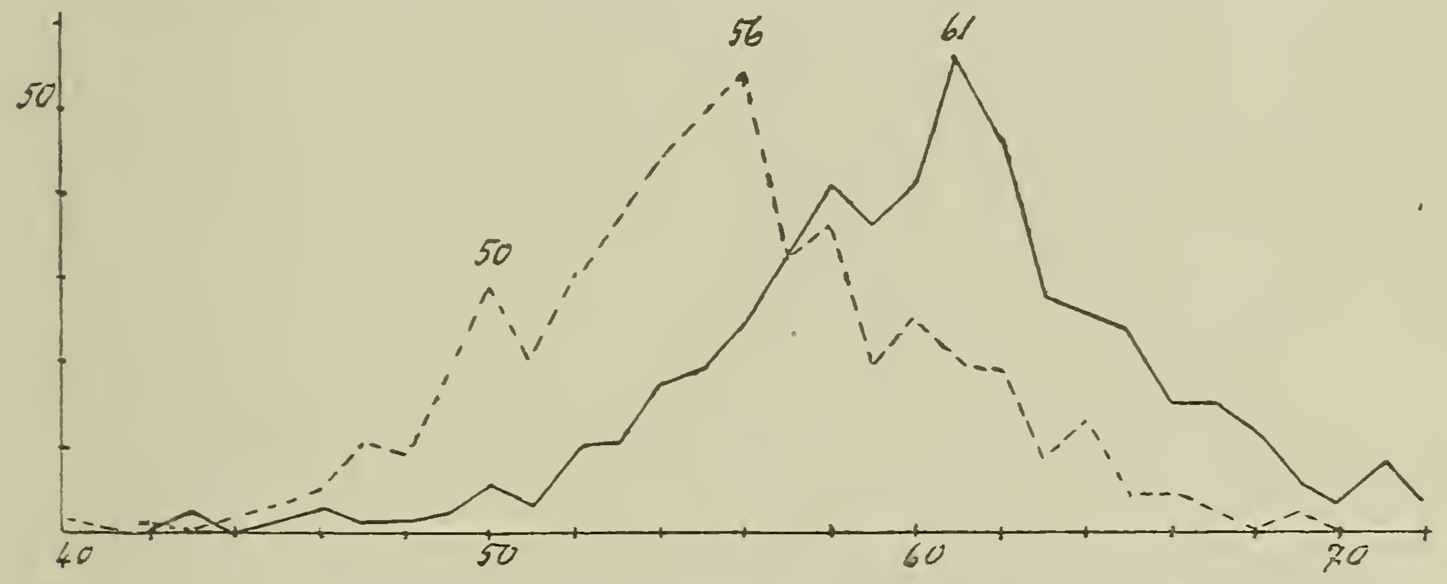


Fig. 2. Variationskurven der Strahlblüten von *Boltonia latisquama* aus dem Stadtpark St. Gallen.
— 1907. ---- 1909. (n = 500.)

Die große Übereinstimmung in Mittelwert und Standardabweichung innerhalb der drei Jahrgänge jedes Busches gestattet uns, zur Konstruktion der Kurve die drei 500er-Zählungen zusammenzuziehen; wir erhalten dann die beiden 1500er-Kurven, die in Figur 3 dargestellt sind. Diese sagen uns aber nicht viel neues: Garten 1 hat den Hauptgipfel auf 56, einen zweiten kleineren auf 54, ferner (nach der Frequenz geordnet) auf 52, 58, 50, 64, 74, 45; Garten 2 auf 54, 52, 61, 64, 45. Von allen diesen Zahlen gehört direkt zur Fibonaccireihe nur 52 als 4×13; in die *Trientalis*-Reihe hinein dagegen 54 als 3×18 und 58 als 2×29. Trotzdem sprechen die Kurven wohl eher dafür, daß auch für den Hauptgipfel wenigstens das Ludwigsche Gipfelgesetz gilt; ob dabei noch andere Reihen hineinspielen, können vielleicht weitere Zählungen ergeben.

Erklärt sich auch die Übereinstimmung je der Mittelwerte der drei Jahrgänge im Garten daraus, daß wir es in allen drei Jahrgängen je mit dem gleichen Stock zu tun haben, so bleibt sie doch interessant deswegen, weil die Witterungsverhältnisse in den drei Sommern sehr verschieden waren; wir denken an den warmtrockenen Sommer 1907 und an den kalt-nassen 1909. Ein „Einfluß des Jahrgangs" macht sich an keinem der beiden Stöcke im Garten bemerkbar.

Umso schwieriger ist es, eine Erklärung zu geben für den konstanten Unterschied zwischen Garten 1 und Garten 2, und ebenso zwischen diesen und Park. Für die ersten zwei kann es

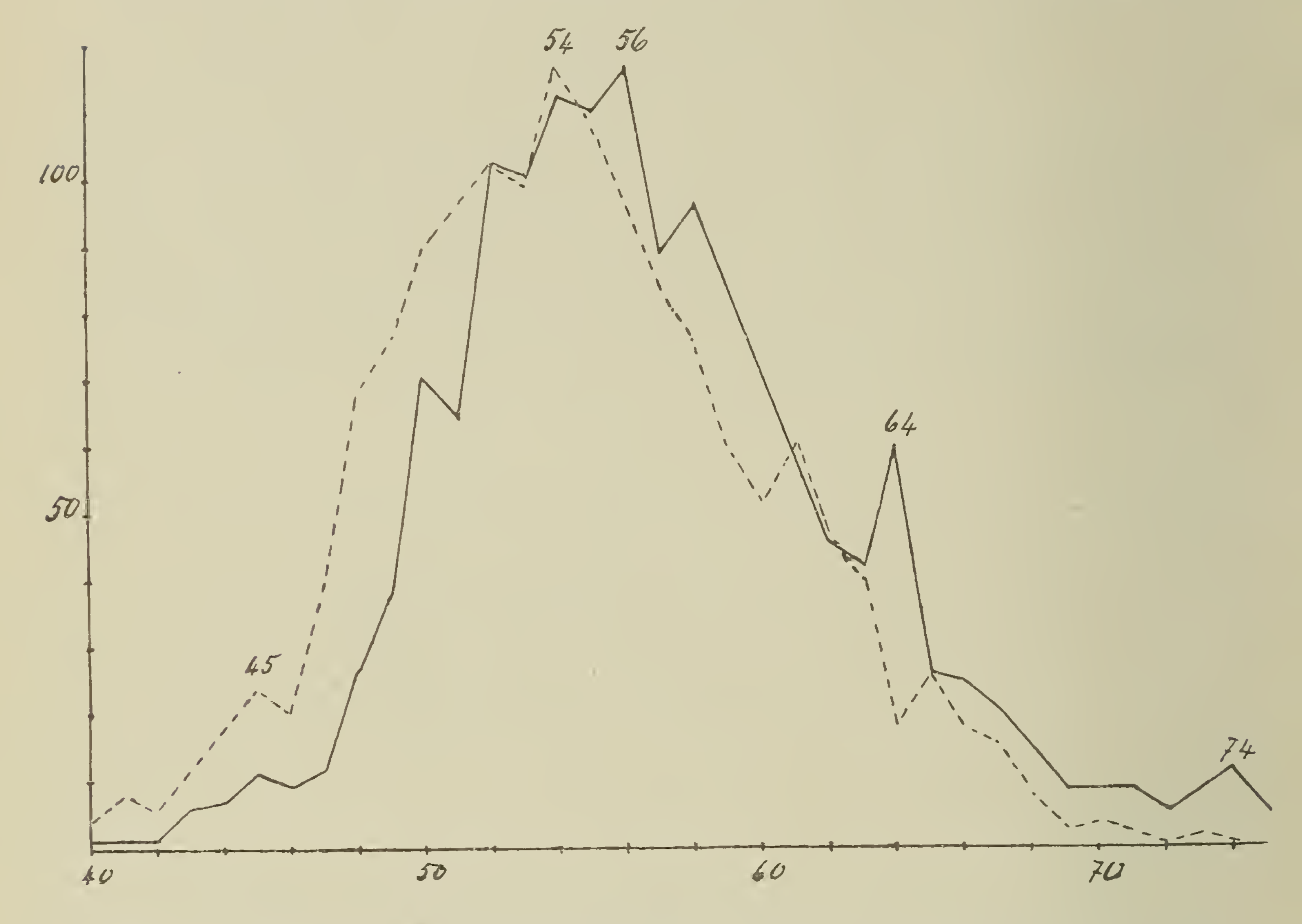


Fig. 3. Variationskurven der Strahlblüten von *Boltonia latisquama* aus einem Garten, St. Gallen, von zwei verschiedenen Stöcken nach den Zählungen in drei aufeinanderfolgenden Jahren. (n = 1500.)

sich nicht um zwei verschiedene „reine Linien" handeln; denn die beiden „Stöcke" wurden erhalten durch Teilung eines ursprünglich einzigen, der aus dem Park stammte, also wohl zu Park 1907 wenigstens im gleichen Verhältnis steht. Alles spricht für verschiedene Phänotypen desselben Biotypus. Welche Faktoren bedingen aber die Verschiedenheit? Ich kann auf diese Frage im Moment keine Antwort geben. Die beiden Stöcke im Garten wuchsen unter ganz gleichen Bedingungen, wenigstens dem Anscheine nach. Hier müßten systematische Kulturversuche einsetzen; eine Arbeit für einen, dem mehr „Raum und Zeit" zur Verfügung steht. Mir muß es für einstweilen genügen, auf das Problem hingewiesen zu haben.

c) **Senecio alpinus** (L.) Bernh.

Wenn auch die Gipfel der Boltoniakurve nicht immer genau auf Fibonaccizahlen fallen, so liegt doch der jeweilige Hauptgipfel stets so nahe bei 55, daß es nicht wohl möglich ist, *Boltonia* als eine Ausnahme gegenüber dem gewöhnlichen Verhalten der strahlblütigen Kompositen zu betrachten. Anders verhält es sich mit *Senecio alpinus.* Die ersten Zählungen machte ich im August 1906 auf dem Rigi und zwar in drei Abteilungen: 1) ein Strauß von Rigi-Staffel (1600 m), 500 Stück; 2) ein Strauß aus der nächsten Umgebung von Rigi-Klösterli (1300 m), 500 Stück; 3) ein Strauß aus der Gegend zwischen Rigi-First und Rigi-Unterstetten (1500 m). 250 Stück. 1907 wurden zum Vergleich damit Zählungen in St. Gallen vorgenommen, und zwar entsprechend der tieferen Lage, ca. 700 m, früher im Jahr, im Juni, von zwei verschiedenen Standorten: 1) beim Tivoli, 400 Stück; 2) beim Riethüsli, 700 Stück. 1908 setzte ich die Zählungen auf dem Rigi weiter fort an Material aus der Umgebung von Rigi Klösterli: ein Strauß zu 500 und einer zu 250 Stück. Insgesamt wurden also 3100 Köpfchen ausgezählt; eine in anbetracht der geringen Variationsbreite der Anzahl der Strahlblüten von *Senecio alpinus* gewiß recht große Zahl.

Tabellarisch zusammengestellt erhielt ich folgende Zahlen:

Strahlblüten:	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28
Rigi 1906.																			
I:	—	—	—	—	2	2	6	25	37	54	65	85	89	64	39	18	11	1	2
II:	—	2	—	3	2	18	38	50	62	94	79	77	55	12	6	1	1	—	—
III:	1	1	2	7	5	8	15	34	35	48	43	31	16	2	1	1	—	—	—
St. Gallen 1907.																			
Tivoli:	1	—	—	1	1	4	5	15	23	66	78	80	67	32	11	7	3	1	—
Riethüsli:	—	1	—	8	18	33	55	96	110	114	128	81	39	13	3	1	—	—	—
Rigi 1908.																			
I:	1	—	3	10	18	22	49	43	68	70	65	61	48	23	12	7	—	—	1
II:	—	1	1	3	2	6	12	17	35	40	33	37	25	16	10	2	2	—	—

(Graphisch dargestellt in Figur 4.)

In vier Kurven sehen wir den Hauptgipfel auf 19, in je einer auf 20, 21 und 22. Dazu kommen noch bei Rigi 1908, I, ein deutlicher Nebengipfel auf 16 und bei Rigi 1908, II, ein solcher auf 21; von insgesamt 9 Gipfeln fallen also nur 3 auf Fibonaccizahlen, wovon zudem nur einer als Hauptgipfel auftritt. Betrachtet man ferner den ganzen Verlauf der Kurven, so erscheinen sie, mit einziger Ausnahme von Rigi 1908, II, viel symmetrischer zu beiden Seiten ihres Hauptgipfels als die von *Boltonia* — man beachte ferner die viel geringere Standardabweichung —, so daß es also hier noch unwahrscheinlicher ist, daß die Abweichung von der Fibonaccizahl etwa nur durch die zu geringe Menge der Zählungen bedingt sei.

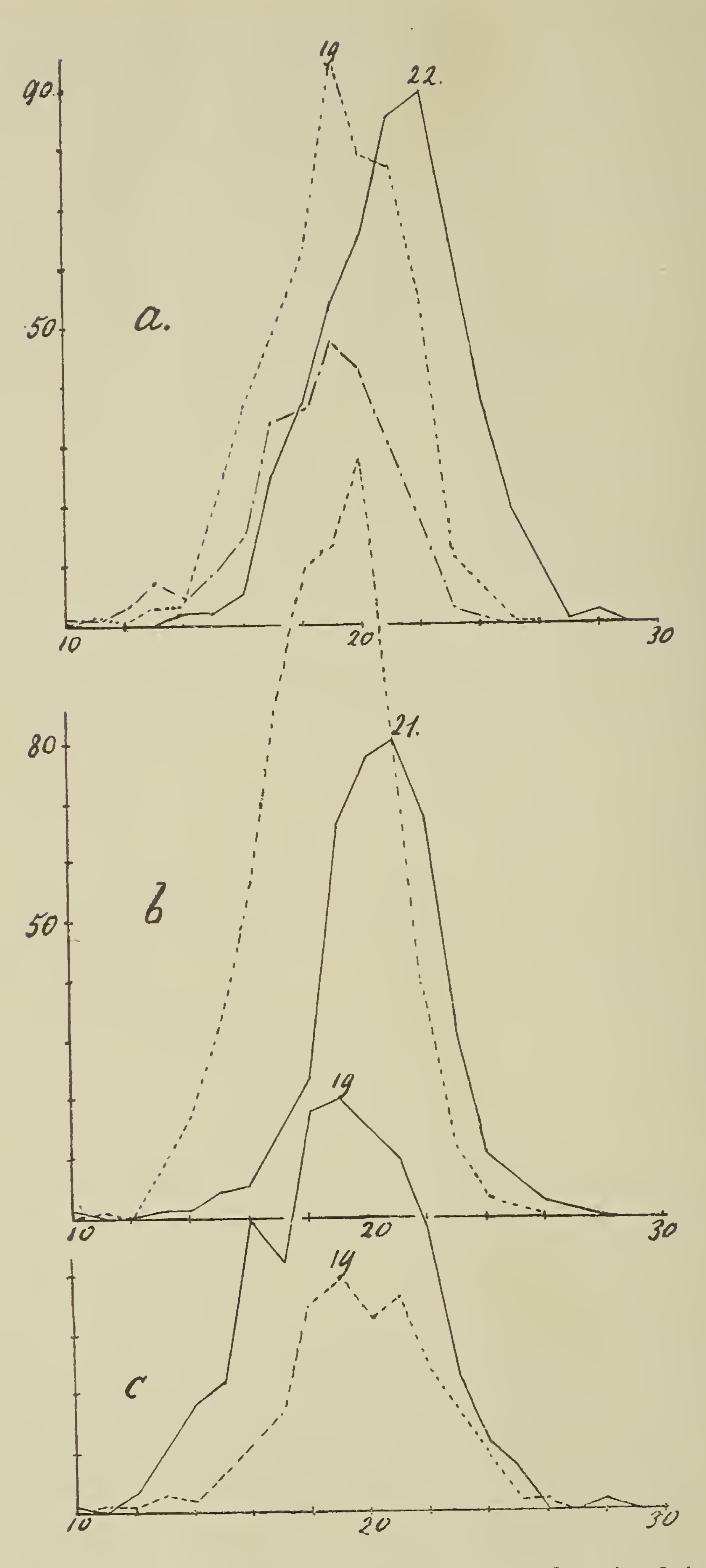


Fig. 4. Variationskurven der Strahlblüten von *Senecio alpinus*.

a) Drei verschiedene Kurven vom Rigi 1906.
b) Zwei verschiedene Kurven von St. Gallen 1907.
c) Zwei verschiedene Kurven vom Rigi 1908.

Für den Mittelwert und die Standardabweichung erhalten wir folgende Zahlen für die einzelnen Kurven:

Rigi 1906.	I:	21,082 ± 0,105	± 2,334
	II:	19,194 ± 0,099	± 2,222
	III:	18,576 ± 0,142	± 2,248
St. Gallen 1907.			
	Tivoli:	20,485 ± 0,111	± 2,209
	Riethusli:	18,621 ± 0,084	± 2,154
Rigi 1908.	I:	18,930 ± 0,123	± 2,761
	II:	19,600 ± 0,167	± 2,631

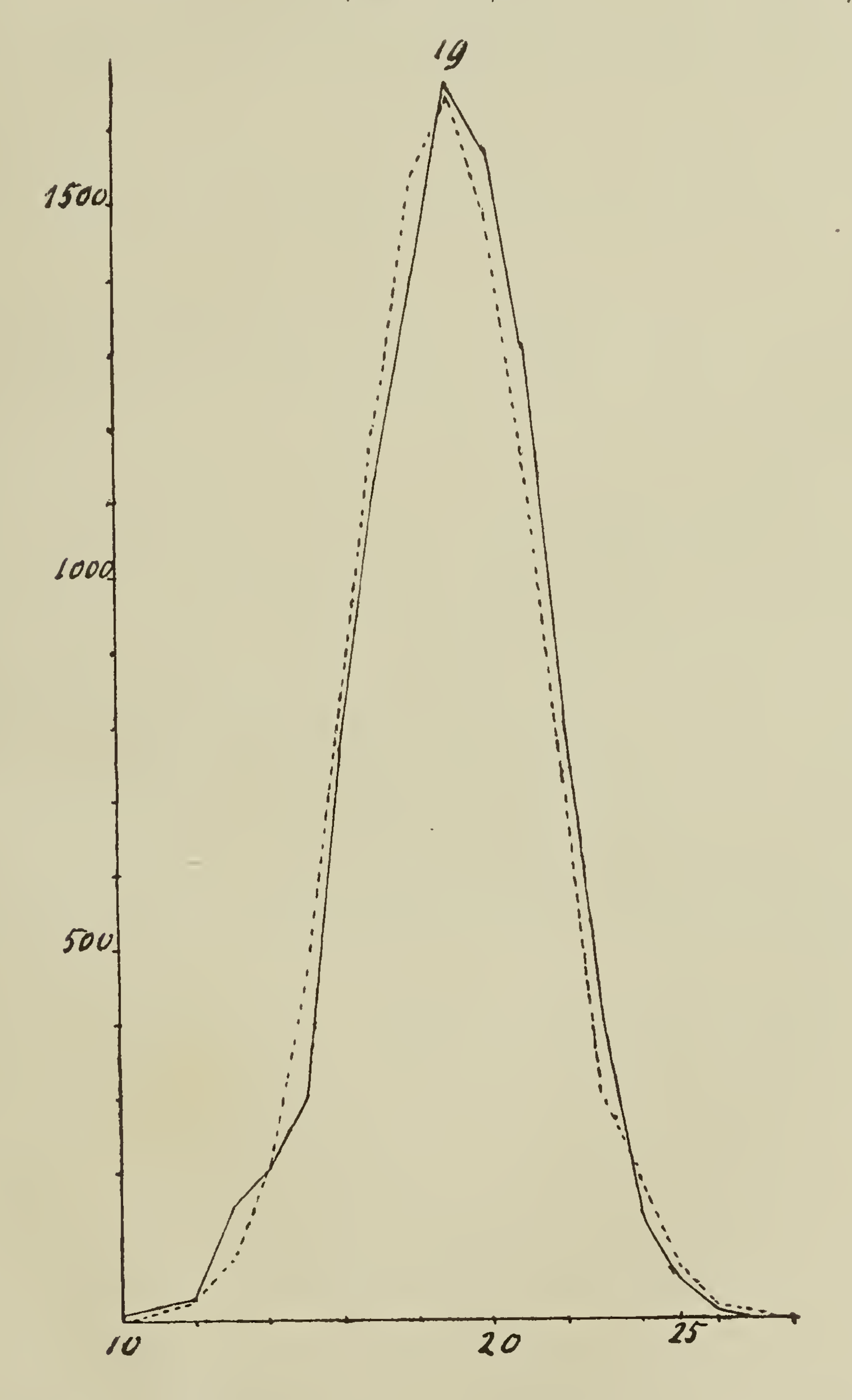


Fig. 5. Empirische Variationskurve der Strahlblüten von *Senecio alpinus* (n = 2213) umgerechnet auf 10000, verglichen mit der theoretischen Kurve - - -.

Am auffälligsten ist die starke Abweichung der beiden Mittelwerte Rigi 1908 voneinander. Wenn wir aber den wahrscheinlichen

Fehler berücksichtigen und dann den Mittelwert auf ganze Zahlen abrunden — Bruchteile von Strahlblüten können ja nicht vorkommen —, so erhalten wir doch in beiden Fällen 19 als Mittelwert, und ebenso für Rigi 1906, II und III und für St. Gallen 1907, Riethusli.

Es ist nicht ohne Interesse, diese fünf Kurven zusammenzuziehen zu einer Sammelkurve, dann erhalten wir folgende Zahlen:

10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	
2	5	6	31	45	87	169	240	310	366	348	287	183	66	32	12	3	—	1	= 2213

Die empirische Kurve ist annähernd symmetrisch mit Gipfel auf 19. Rechnen wir die Zahlen um auf 10000 und vergleichen sie mit den theoretischen der idealen Fehlerkurve (nach Johannsen, Elemente der exakten Erblichkeitslehre), so erhalten wir:

	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28
emp. K.:	9	23	27	145	208	398	764	1130	1401	1654	1572	1297	827	298	145	54	14	—	5
theor. K,:	2	9	27	83	210	446	792	1198	1530	1641	1491	1141	736	303	186	71	24	7	1

Also eine ganz leidliche Übereinstimmung, immerhin die empirische Kurve etwas schief nach rechts, wie Figur 5 zeigt, wo die ausgezogene Kurve die empirische, die punktierte die theoretische darstellt.

Eine weitere Diskussion des *Senecio*-Zahlenmaterials an dieser Stelle dürfte überflüssig sein; aus allem geht hervor, daß die Variationskurven für die Anzahl der Strahlblüten bei *Senecio alpinus* sich mit ihren Hauptgipfeln auf 19 nicht unter das Ludwigsche Gipfelgesetz subsummieren lassen. Es ist auch nicht anzunehmen, daß weitere Zählungen zu einem anderen Resultate führen werden.

Soweit meine kurzen Mitteilungen; ich glaube, es geht daraus hervor, daß es sich lohnt, die Zählungen an Kompositen noch weiter fortzusetzen; daß mit dem Nachweis der Giltigkeit des Ludwigschen Gipfelgesetzes in sehr zahlreichen Fällen das Problem der gesetzmäßigen Lage der Strahlblütengipfel noch nicht vollständig gelöst ist.

St. Gallen, im Oktober 1909.

